

冬の樹木の生理生態学

丸田恵美子著





図 2-5 高山帯で越冬しているハイマツ。冬季は -20°C 前後の低温が続き枝・葉ともに凍結した状態で越冬する。長野県・岐阜県の県境にある乗鞍岳の高山帯 2800 m の稜線。



氷点下に冷えて霜がおりた朝
細胞外凍結により脱水してしおれている



太陽が昇って暖くなると
回復する



図 2-8 寒い冬の朝に細胞外凍結を起こしてしおれた状態と日中に融解した状態のパンジーの様子。

夏



冬



図3-10 夏と冬のミカンの葉の様子の違い。冬季も比較的温暖な神奈川県湘南地方だが、毎年1~2月にはミカンの葉が乾燥して黄ばんでしおれる。一方、夏は晴れて暑い日が続いても葉は緑が濃く、膨圧を保っている。



図3-15 八海山(新潟県)の険しい稜線上に自生するヤマグルマ(*Trochodendron aralioides*)。逢沢峰昭撮影。

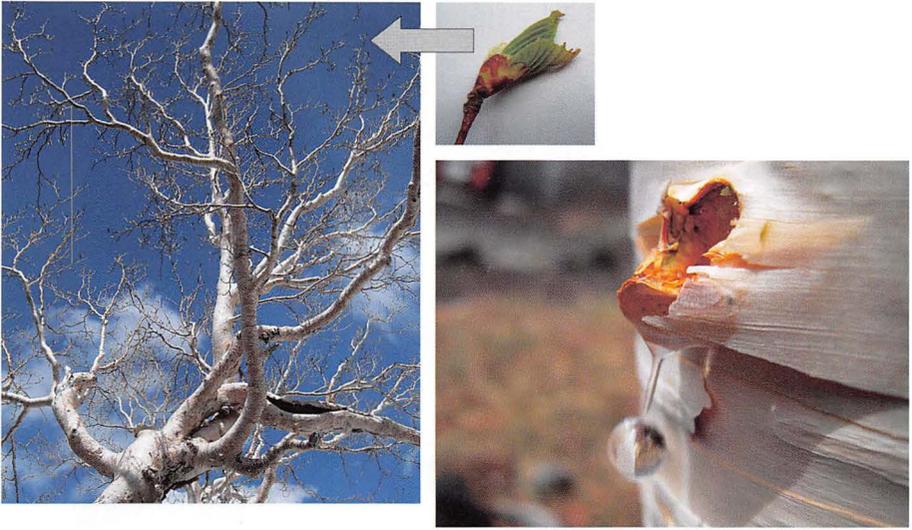


図 3-16 ダケカンバ(*Betula ermanii*)の冬芽がふくらみ芽吹き始めるとき、根圧が発生し幹からは樹液が出る。ダケカンバの芽吹きは乗鞍岳東斜面の標高 2500 m で、樹液は富士山北斜面の標高 2200 m で 6 月に撮影したもの。



図 3-20 ブナの根圧測定。幹にパイプを埋め込み、パイプの端に圧センサーを取りつけて測定した。久保田光政撮影。

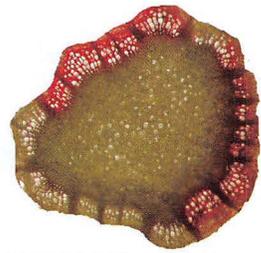
ミズナラ

ブナ

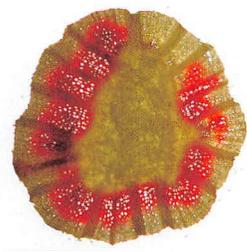
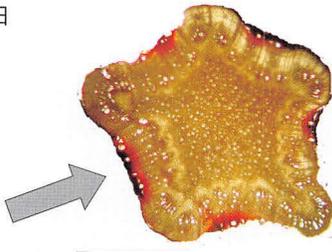
3月21日



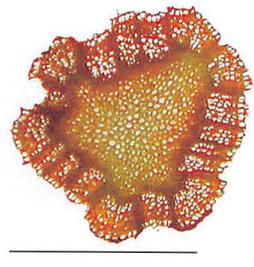
4月6日



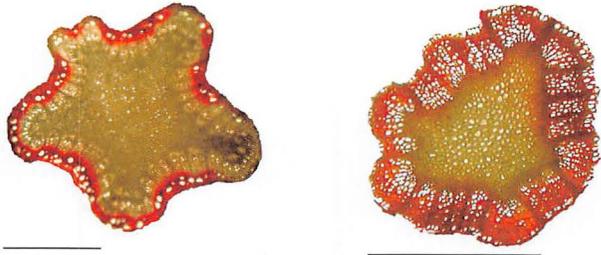
5月2日



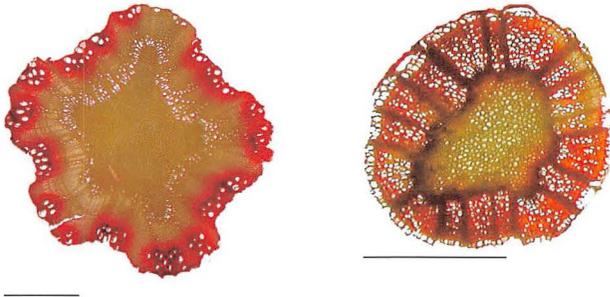
5月8日



5月16日



5月24日



5月30日



図3-21 冬から春の開葉時期(2006年)にかけて、ミズナラとブナの木部の水分通導が回復する様子。山梨県・東京大学富士演習林(標高1000m)で採取した1年枝にサフラニン溶液を約1時間通した後に枝の切片を作成したもの。スケールバーは1mm。赤く染色されている部位は通導があること、染色されていない部位はエンボリズムにより通導が阻害されていることを示す。2006年3月には両種とも水分通導はみられない。4月に入るとブナで部分的に通導部位がみられる。ミズナラでは、5月初めに新しく形成された木部(図中の矢印で示す)のみで通導がみられる。その後、ミズナラでは5月末にかけて新しい木部の形成が進み、水分通導のある木部面積は増加するが、前年に形成された木部で水分通導が再開されることはない。ブナでは5月初めには、すでに水分通導部位が前年の木部のほぼ全域に広がっている。しかしブナにおける新しい木部の形成はミズナラに比べて遅く(5月8日の外側の一層、5月30日の外側の2層)、5月末になっても水分通導のほとんどを前年の木部が担っており、ミズナラと対照的である。

A



B



図 3-24 春の冷温帯落葉広葉樹林の様子。富士山麓のブナ・ミズナラ林で5月中旬に撮影したもの。A：開葉の早いブナの新緑がめだつ、B：開葉の遅いミズナラの林冠下がフェノロジカル・ギャップとなっている。



図 3-29 北アルプス薬師岳樹木限界のオオシラビソの風衝木



図 3-31 富士山北斜面の樹木限界移行帯の様子. 写真は 10 月中旬に撮影したもので, カラマツはすでに落葉している. 先駆樹種であるカラマツの矮生木が標高 2800 m 近くまで到達しており, それに常緑の極相樹種シラビソが続いて上昇している様子がみとれる.

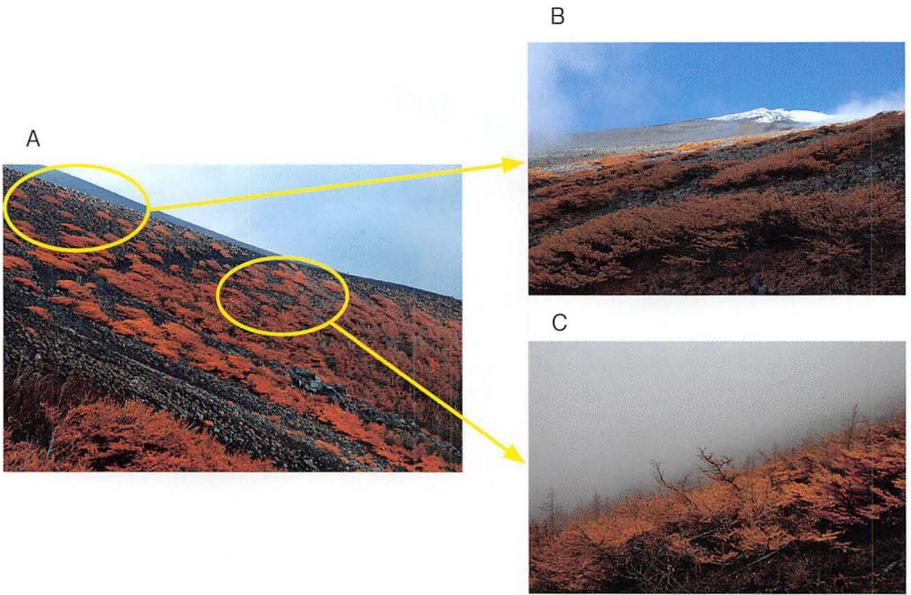


図 3-32 富士山南斜面の樹木限界移行帯. カラマツ偏形樹の冬季の水分状態の測定 (図 3-34) を行った場所. A: 標高 2400~2600 m の移行帯, B: 最上部のカラマツの矮生木, C: 移行帯内部の幹が立ちあがり始めているカラマツ.



図 3-33 富士山・樹木限界における矮生木カラマツの越冬後の当年枝。冬季に雪氷片や細かな砂礫が飛散して樹皮が傷つけられている。

A



B



図 3-35 富士山・樹木限界移行帯におけるカラマツの枝の越冬後の様子。A：矮生木カラマツの枝は伸長しても、冬季に傷ついてそのまま枯死する，B：立ちあがり型カラマツの枝ではほとんど枯死することはないので伸長成長が可能となる。



図 3-37 八ヶ岳・縞枯山付近で冬季の水分状態の測定(図 3-39)を行ったシラビソ。
 A：鞍部の風衝地におけるハタ型偏形樹，後方に見えるのは縞枯れ現象，B：風背地
 における正常なツリー型の樹型をもつシラビソ。



図 3-40 八ヶ岳・縞枯山の風衝地におけるシラビソの針葉が3
 月下旬に乾燥によって褐変した様子。

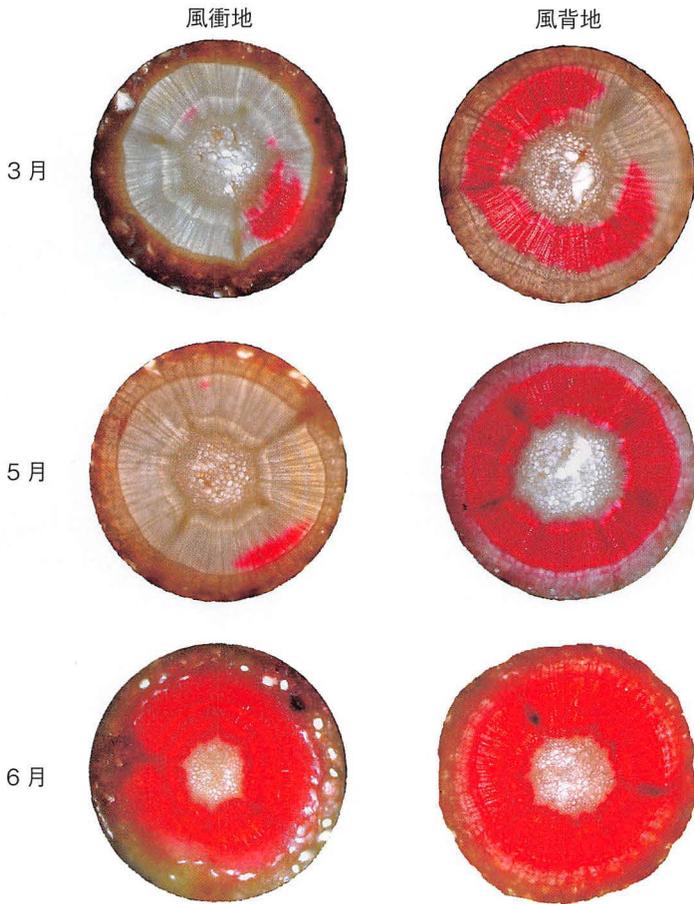


図3-41 八ヶ岳・縞枯山におけるシラビソ枝の木部の通導状態。枝にサフラニン溶液を約2時間通した後、切片を作ったもの。スケールバーは1mm。サフラニンで赤く染色されている部分が通導のある部位、染色されていない部位はエンボリズムにより通導が阻害されていることを示す。風衝地では3月にほとんど通導を失っており、5月になっても回復していない、6月になると新たな木部が形成され始めており、通導も完全に回復している。風背地では3月に一部の通導が阻害されるが、5月には完全に回復している。

A



B



C



図 4-13 関東南部の海沿いの比較的温暖な地方でも風当たりの強い場所では、冬季に照葉樹の葉が枯れることがある。A：相模湾に注ぐ河川の河口近くで海風が強く吹きつける場所のタブノキ，B：樹冠の南側の日当たりの良い葉で褐変化している，C：北側の直射光の当たらない葉では損傷はみられない。3月中旬に撮影。

A



B



図 4-14 3月のスギの針葉の様子。A：南側のシュートの日当たりの良い針葉はロドキサシンチンが蓄積して赤褐色にみえる。これは損傷を受けているのではない。B：同じシュートの裏側の針葉は緑色のままである。

A



B



図 4-16 北アルプス南端に位置する乗鞍岳の樹木限界(標高 2500 m)のオオシラビソ。A：雪融けがほぼ完了した6月中旬。冬季の積雪深は4mほどで、その上と下とは樹型が対照的である。下では枝の密度も高くよく繁っているが、上では枝もまばらで春先には針葉が損傷する。B：最深積雪となる4月初め。積雪面から出ている幹上のシュートでは、この時期に針葉が損傷する様子が見られる。



図 4-17 乗鞍岳・樹木限界において積雪面より上のシュートの裏面が褐変化している様子。褐変化が著しい針葉では6月下旬までに枯損して落葉する。

樹木限界

カラマツ林



図 4-19 富士山における異なる生育環境のハクサンシャクナゲ。樹木限界では矮生型のカラマツの傍らに強風から守られるようにして樹高 50 cm ほどのハクサンシャクナゲが生育している。カラマツ林内では、樹高は1~2 m に達し大きく広がっている。樹木限界では葉の色が黄色がかっているが、カラマツ林内では濃い緑色である。

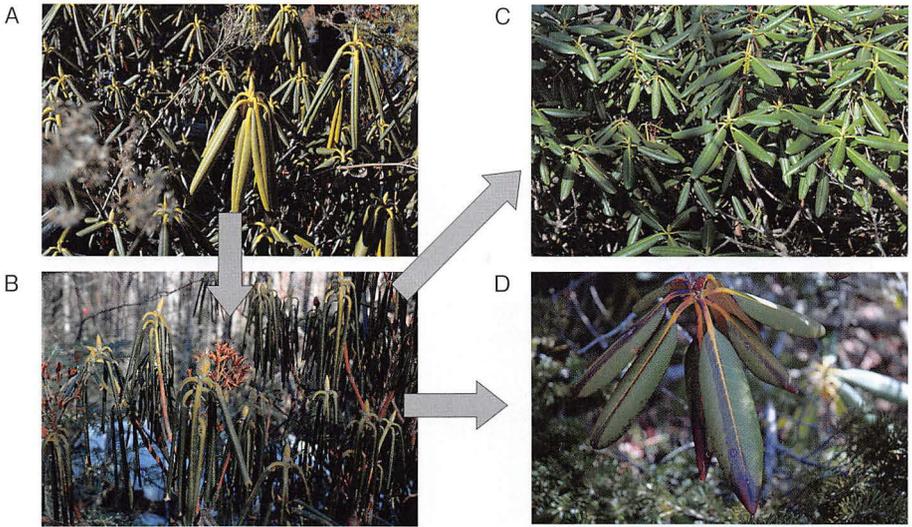


図 4-20 富士山における越冬中と越冬後のハクサンシャクナゲの常緑葉の様子。
 A：晩秋，低温になるにしたがって葉は黄色味がかって丸く筒状になっていく，B：
 11月下旬～12月に，気温がより低下し土壤凍結が続くようになると，さらに丸くな
 り針状になって越冬する，C：カラマツ林内では，春になって土壤凍結が融けると再
 び葉は開いて濃い緑色となる，D：樹木限界では，春になって開いた葉の主脈にそ
 って褐変し，褐変している面積の割合が多い場合には葉は7月頃までに枯れ落ちる。
 褐変する部分は，越冬時に筒状の露出している部分に相当する。



BOX5 図1 八ヶ岳・縞枯山の南西斜面にみられる縞枯現象.

まえがき

近年の生態学の発展はめざましい。その分野も多岐にわたり、それぞれで精力的な研究が進められている。生態学には生物多様性や生態系の保全、地球温暖化抑止など、社会的な要請に答えることが期待されており、実際に多くの成果をあげている。今、佐渡で放鳥されたトキのヒナが無事に巣立ったというニュースが報じられているが、これも生態学の研究成果が行政から地元住民まで深く浸透し実行されたことで、ようやく成功した事例であろう。

植物生理生態学、なかでも物質生産の生態学も同じような進歩をとげており、特に地球温暖化問題の解決において中心的な役割を果たすことが期待されている。物質生産の生態学は1950年代以来、日本が世界をリードしてきた分野である。先輩たちの伝統を引き継ぎ、さらにそれを凌駕して、植物がどのように光合成生産を行っているか、葉の内部レベルから、個体、群落、生態系、そして地球規模にいたるまで、それぞれのレベルで独創的な研究が進められている。物質生産の生態学では、植物が生育期間にいかにか効率よく光合成を行って成長しているかを明らかにすることが基盤となる。

一方、年間を通じて成長に適した気候の熱帯多雨林を除けば、植物の生活環の中に成長に不利な期間が必ず含まれる。冷温帯以北の植物、特に高緯度地方や高山の植物では、冬の厳しい寒さにどのように耐え、どう生存するかの適応能力が求められる。それらは、植物の長い進化の過程で獲得されたものであり、植物は将来の気候変動に対しても適応できる潜在能力をもつことが示唆されている。しかし生理生態学の中で、冬の休止期の植物の生活についての研究は、物質生産の生態学に比べればずっと少ない。その中であって、酒井昭先生(北海道大学名誉教授)は、植物の寒冷適応について先進的な研究を行い、植物が寒さへの適応能力を獲得してきた歴史を体系づけた。植物が

分布地の気候のもとで、どのように生活しているかを理解するためには、生育期間の物質生産と冬季の生活に関する生理生態学の両方がともに進んでいく必要があるだろう。この本では、酒井先生の研究を紹介するとともに、筆者が高山・森林限界・冷温帯落葉樹林などで行ってきた研究「樹木が冬の厳しさにいかに耐えているか」について記載し、「冬をどう過ごすか」についての適応能力が分布地を決定する要因のひとつであるとの仮説を提唱したい。

ご指導いただいた先生方、野外調査において貴重なアドバイスやご協力を賜った元気象庁富士山測候所や東京大学富士演習林(現：富士癒しの森研究所)の職員の方々に、この場を借りて感謝いたします。

2012年6月

丸田恵美子

目 次

まえがき

第1章 はじめに—日本の森林植生を決める温度要因—	1
1.1 東アジアの森林植生	1
1.2 植生と温度条件	4
1.3 過去の気候変動と植生の変遷	5
1.4 樹木の寒冷適応	7
第2章 低温ストレスと樹木	11
2.1 各植生帯の樹種の耐凍性	11
2.2 休眠と低温順化	17
2.3 冷温帯落葉広葉樹と亜寒帯・亜高山帯針葉樹の低温順化	18
2.4 暖温帯常緑広葉樹(照葉樹)の低温順化	21
2.5 細胞外凍結	25
第3章 乾燥ストレスと樹木	31
3.1 樹木を通る水の流れ	31
3.2 水分通導阻害—キャビテーションとエンボリズム—	42
3.3 水分通導におけるトレードオフの関係	57
3.4 暖温帯常緑広葉樹(照葉樹)と乾燥ストレス	59
3.5 冷温帯落葉広葉樹と乾燥ストレス	69
3.6 亜寒帯・亜高山帯常緑針葉樹と乾燥ストレス	81

第4章 強光ストレス	103
4.1 植物にとって過剰な光エネルギー	103
4.2 光化学反応	105
4.3 過剰な光エネルギーへの防御機構	106
4.4 キサントフィルサイクル	108
4.5 生育期間中の強光に対する防御機構	110
4.6 冬季の強光に対する防御機構	112
4.7 高緯度地方・亜高山帯での強光ストレスへの防御機構	117
4.8 日本での事例	119
4.9 乾燥ストレスと強光ストレス	131
第5章 まとめ	133
参考書・引用文献	139

第1章 はじめにー日本の森林植生を決める温度要因ー

1.1 東アジアの森林植生

温帯以北の樹木は四季の移り変わりに生活環を同調させ、分布地の気候にうまく適応して生きている。特に冷温帯や亜寒帯に分布できるのは、厳しい冬を乗り切るための寒冷適応能力を進化の過程で獲得した限られた種群である。しかし、寒冷適応能力と生育期間の高い光合成生産力を共に兼ね備えることは難しく、両者はトレードオフの関係にあることが多い。したがって地球温暖化が進めば、冷温帯や亜寒帯において寒冷適応能力はもたないが高い生産力をもつ樹種の生存が可能となり、寒冷地の樹種との競争に打ち勝ち、現在の森林生態系は変化を迫られるだろう。すでに温暖化の自然生態系への影響は出始めているといわれている。そこで深刻な影響が現れる前に、「現在の植生帯が形成された気候のもとで、温帯以北の樹木がいかに巧みに四季の変化に同調し、それぞれの分布地において冬の厳しさを乗り切ってきたか」を知っておくことが必要である。ここでは各植生帯における樹木の冬の生理生態学を理解することを試みよう。

日本は十分な降水量に恵まれて、亜熱帯から亜寒帯まで途切れることなく森林植生が成立している世界でも稀な国である。その植生は、南西日本の常緑広葉樹林、本州中部・東北地方・北海道渡島半島に広がる落葉広葉樹林、北海道の針広混交林、それに本州・北海道の高標高域の亜高山帯・亜寒帯針葉樹林に分けられる(図 1-1)。この日本の森林植生を東アジアの森林植生帯の中に位置づけてみよう。東アジアの植生帯の特徴は、北緯 20~30°を境として、熱帯型と温帯型の垂直植生帯に分けられることである(図 1-2)。熱帯型では、標高約 3800 m の森林限界まで常緑広葉樹林が連続して分布してい

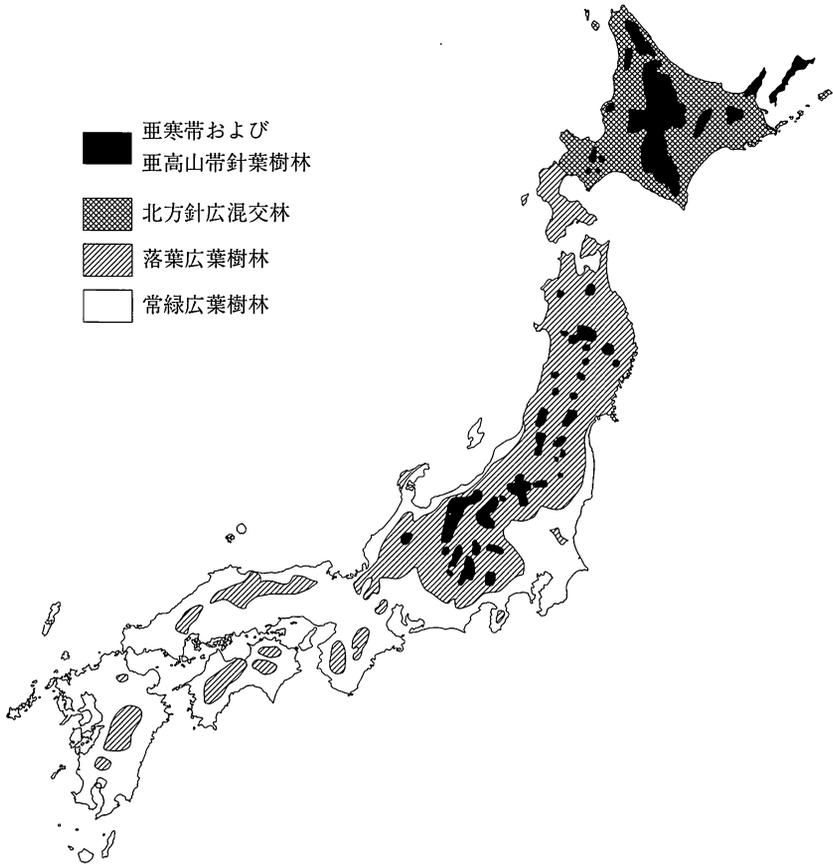


図 1-1 日本の植生図. 吉良他(1976)が吉岡(1973)にもとづいて一部単純化したもの.

るのに対し、温帯型では低地から順に常緑広葉樹林、落葉広葉樹林、常緑針葉樹林へ森林の優占樹種の生活型が移り変わって森林限界に達する(大沢1993)。常緑広葉樹林は、熱帯型の垂直分布帯で北緯 20° 付近までは森林限界を構成するが、温帯型の垂直植生帯では急速に高度限界を下げ、森林限界の構成樹種は常緑針葉樹に取って代わられる。日本の森林植生は、図 1-2 の中で北緯 24~45° の範囲の温帯型垂直植生帯に位置している。図 1-2 から、日本の南西半分を占める暖温帯常緑広葉樹林は、熱帯型の下部山地林が北緯

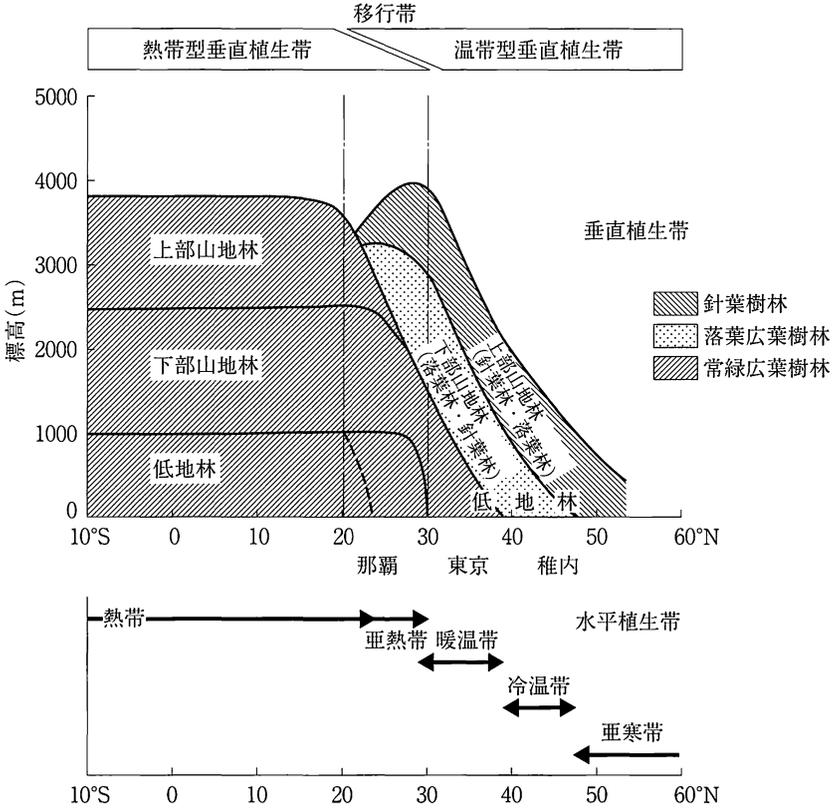


図1-2 東アジアの垂直植生帯と水平植生帯. 大沢(1993)を一部改変.

20°以北で分布高度を下げ、北緯38°付近で海面高度まで達して、その北限に至っている常緑広葉樹林に相当することがみてとれる。実際に、シイ属 (*Castanopsis*)やマテバシイ属 (*Lithocarpus*)など、共通して分布する属が多いことから、熱帯型の下部山地林と暖温帯常緑広葉樹林とは、直接のつながりがあるといえる。これらの常緑広葉樹林は、共通して光沢のある常緑葉をもつことから照葉樹と呼ばれ、ブナ科 (*Fagaceae*) (シイ属, コナラ属 *Quercus*, マテバシイ属など), クスノキ科 (*Lauraceae*) (タブノキ属 *Machilus*, シロダモ属 *Neolitsea* など), ツバキ科 (*Theaceae*)などを主として、東アジアのモンスーン地帯を東ヒマラヤから中国南部、台湾を経て、日

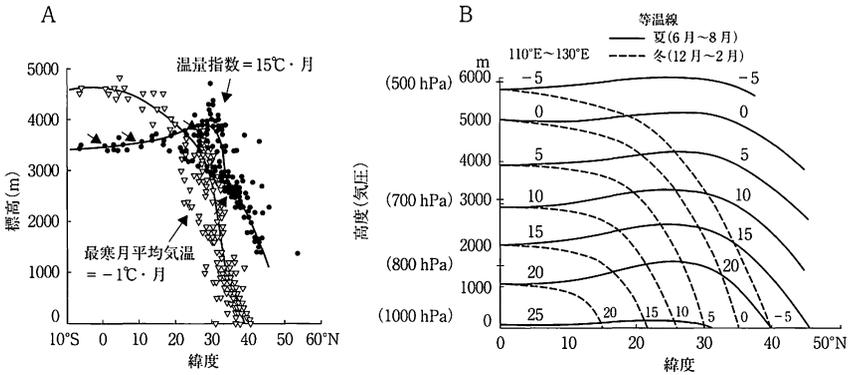


図 1-3 東アジアの温度条件. A: 森林限界と常緑広葉樹林の分布制限要因, B: 夏と冬の気温の等値線. 大沢(1993)を一部改変.

本の南西部まで連続分布している.

1.2 植生と温度条件

東アジアの垂直植生帯(図 1-2)に温度要因の等値線(図 1-3A)を重ねあわせると、東アジアの森林限界は、雨量指数 $15^{\circ}\text{C}\cdot\text{月}$ の等値線にほぼ一致し、森林が成立するためには一定の雨量、すなわち年間に一定量の生物生産量が必要であることを示している。一方、常緑広葉樹林の分布上限は、北緯 20° から北限の北緯 40° 付近にむかって急速に降下して海面高度に達しており、最寒月(1月)の平均気温 -1°C の線にほぼ一致する。このことから、常緑広葉樹の分布を制限しているのは、冬の寒さであるということが出来る。また、気温の高度分布図(図 1-3B)でも、冬の 0°C の等温線は同じような形をとり、北緯 20° 以北で急降下している。これは、シベリア気団からの寒気の吹き出しが北緯 20° 付近まで及んでいることを示すものである。一方、図 1-3B の夏の等温線は、赤道から北緯 40° 付近までほとんど水平であり、夏には北緯 40° 付近まで熱帯気団が張り出すことを表している。このように温帯型植生帯では、夏には熱帯気団の影響を受けて熱帯なみの高温となるが、冬には北

極域からの寒気の影響を受けて気温は低下し、常緑広葉樹の分布が制限されて、代わりに落葉広葉樹と常緑針葉樹が森林を構成しているのである。

1.3 過去の気候変動と植生の変遷

現在、私たちが目にする植生分布は、地質時代からの気候変動に応じて、植物が移動を繰り返し、あるものは絶滅し、一方では新しい適応能力をもった種が分化した結果、形成された歴史の記録である。図1-2の熱帯型と温帯型垂直植生帯も第三紀以降の気候の変動に伴って現在の分布に至ったもので、両者は異なる歴史をもっている。そこで、その歴史を簡単に跡づけてみよう。

被子植物の広葉樹は、中生代ジュラ紀から白亜紀初め(約1億3000~4000万年前)頃に、東アジアの熱帯・亜熱帯地域で出現したとされている。その当時、地球の平均気温は現在より10°C以上高く、季節性も少なく湿潤な気候で、植物にとっては環境ストレスを受けない生活できる環境であったろう。その後も第三紀前半(約4500万年前)までは温暖な気候が続き(図1-4)、高緯度北極圏まで森林は分布を広げていった。第三紀前半に中緯度から北極圏まで広がっていた森林の構成樹種は、第三紀周極植物群といわれ、イチョウ(*Ginkgo biloba*)、カツラ(*Cercidiphyllum japonicum*)、カバノキ科(*Betulaceae*)などの落葉広葉樹と、スギ科(*Taxodiaceae*)のメタセコイア(*Metasequoia glytostroboides*)などの針葉樹から構成されていた。この時代は、北極圏も年間を通じて温暖湿潤な気候で、森林の成立が可能であった。落葉樹は、白亜紀に熱帯の乾季をもつ地域で出現したといわれる。乾燥に対する適応として生じた落葉性であるが、第三紀の北極圏では、冬季の暗黒下での葉による呼吸消費を節約するという利点をもつために、多くの落葉広葉樹が分化し、分布を広げたと考えられている。このように、第三紀始新世半ばまで続いた温暖気候のもとで成立していた第三紀周極植物群と、その南の亜熱帯・熱帯の常緑広葉樹林は寒冷気候を経験したことがなく、本格的な寒

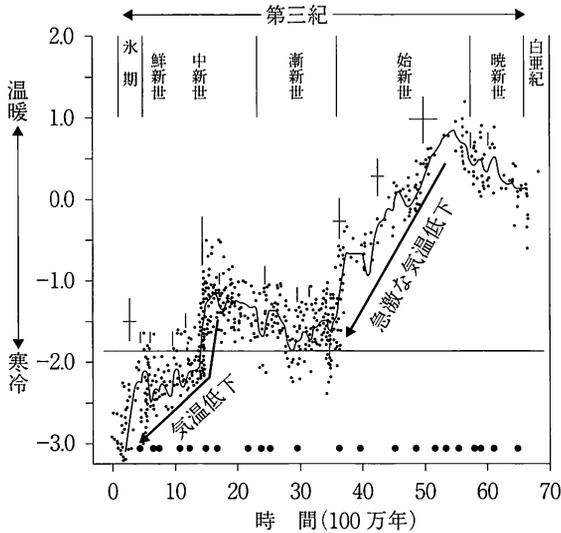


図 1-4 第三紀における気候変動. 酒井(2005)による.

冷適応能力はまだもっていなかったと考えられている(酒井 1995, 2005).

ところが第三紀の後半になると大陸移動や大山脈の隆起などにより、地球の南北間の熱交換が効率よく行われなくなり、北半球の中・高緯度で寒冷化が進み(図 1-4)、年間の気温較差と乾燥化が増大した。このような高緯度地域の寒冷化に伴い、温暖な気候に適応していた第三紀周極植物群は南に後退し、その過程で寒冷気候に適応できなかった種の多くが絶滅したとみられる。一方、落葉広葉樹のうちの限られた分類群(ブナ科 *Fagaceae*, カバノキ科 *Betulaceae*, カエデ科 *Aceraceae*, ヤナギ科 *Salicaceae* など)やマツ科針葉樹(*Pinaceae*)では寒冷気候への本格的な適応能力を獲得したことで中・高緯度(冷温帯, 亜寒帯)での分布が可能になったと考えられている(酒井 1995, 2005)。このことを、図 1-2 の東アジアの垂直植生帯でみると、熱帯型植生帯の常緑広葉樹は、白亜紀から第三紀前半の温暖な気候のもとで種分化した後、寒冷適応能力を高めることなく今日に至っている植物群であり、温帯型の落葉広葉樹と針葉樹は、第三紀後半以降に寒冷適応能力を獲得した植物群

であるといえる。先に述べたように(図 1-3A)，常緑広葉樹の分布限界が冬の寒さ(最寒月の平均気温 $0\sim-1^{\circ}\text{C}$)で制限されているのは，常緑広葉樹が本格的に寒冷適応できなかったためであり，第三紀前半の比較的温暖な気候をとどめる地域だけに分布しているのである。なお，第三紀周極植物群の代表的なスギ科針葉樹は寒冷適応能力を獲得することができずに衰退し，メタセコイアなど数種類が遺存種として，中国南西部などの限られた温暖な地域に分布している。スギ科針葉樹とは対照的に，マツ科針葉樹はきわめて高い寒冷適応能力を獲得することに成功し，現在最も高緯度の北方林や温帯型植生帯の森林限界を構成している。

1.4 樹木の寒冷適応

図 1-5 には，各植生帯に位置する都市の気温の年較差と温量指数が表されている。熱帯では，一年を通じてほとんど気温の変化はないが，暖温帯，冷温帯，亜寒帯と高緯度に向かうにつれて年較差は大きくなる。夏の平均気温は，高緯度においても 20°C 前後とあまり変わりはないが，冬の気温が著しく低下するために，気温の年較差が増大するのである。暖温帯常緑樹林帯では最寒月の平均気温が 0°C 以下に下がることはないが，冷温帯落葉広葉樹林帯では $-5\sim-20^{\circ}\text{C}$ ，亜寒帯針葉樹林帯では $-20\sim-40^{\circ}\text{C}$ と著しく低下する(図 1-5)。したがって冷温帯・亜寒帯の冬を樹木が生き抜くためには，まず強い低温耐性をもつ必要がある。一方，高緯度に向かうにつれて温量指数が減少するのは，夏の平均気温はあまり変化しないで，生育期間が短くなることによる。そのため，冷温帯・亜寒帯の樹木は短い生育期間内に成長を完了させ，越冬準備を始めるものでなければならない。

これらのことを踏まえて，次章からは次の 2 つの問いについて，生理生態的な観点から考えていくことにする。

① 照葉樹(暖温帯常緑広葉樹)は，どのような点で寒冷適応できないのか。

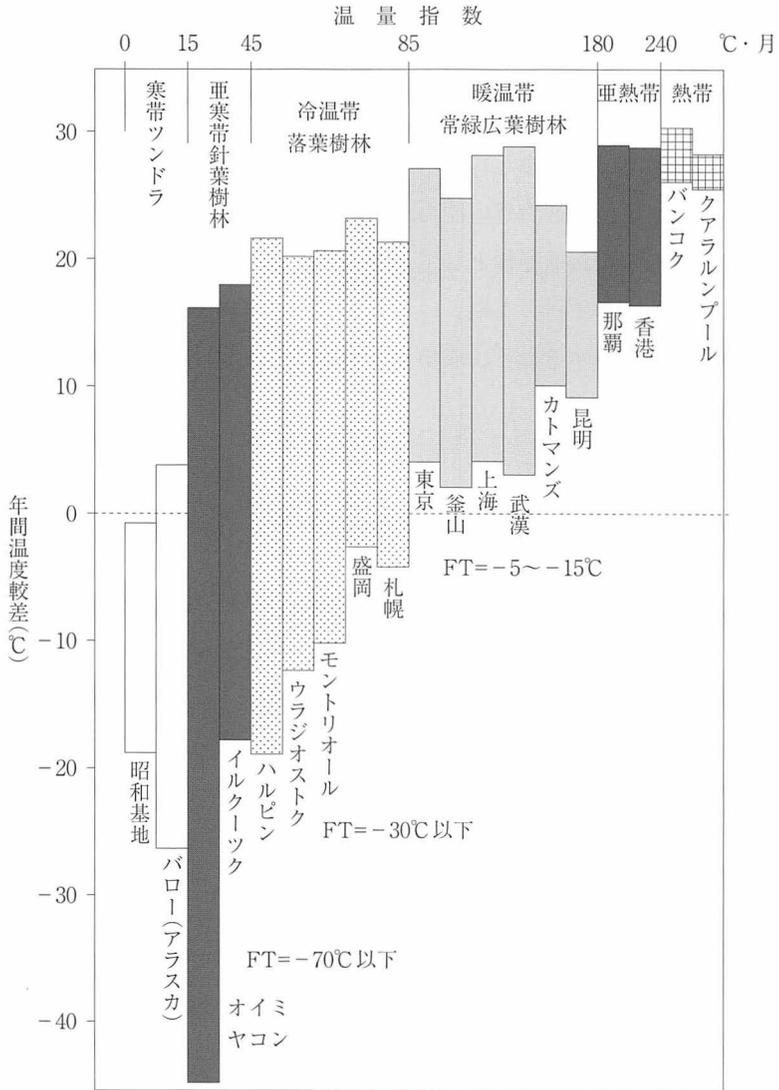


図 1-5 異なる植生帯に位置する都市の温量指数と年間温度較差。FT: 優占樹種の耐凍度。酒井(2005)の図をもとに一部の都市を追加・削除した。追加した温度データは気象庁ホームページ(<http://www.jma.go.jp/jma/index.html>)に掲載されている1971年~2000年の年平均値(日本の天候のデータ, 世界の天候のデータ)を用いた。

② 冷温帯落葉広葉樹や亜寒帯・亜高山帯針葉樹はどのように寒冷適応をしているのか。

寒冷地の植物にとって冬の厳しさとは、低温による凍結だけではない。冬には土壌が凍結し樹木は吸水ができないので、乾燥ストレスが高まる。さらに常緑葉をもつものは、光合成系が低温下で強光ストレスを受ける可能性がある。したがって樹木の寒冷適応とは、低温、乾燥、強光など複合的な環境ストレスへの耐性能力をもつことである。そこで、次章以降では低温、乾燥、強光ストレスに対する各植生帯の樹種の適応能力について取りあげていこう。



第2章 低温ストレスと樹木

2.1 各植生帯の樹種の耐凍性

植物は自生地の冬の寒さに適応した低温耐性をもつ。酒井(1982, 1990, 1995)は、日本と世界の主要な植物群について数百種の耐凍度を20年以上かけて測定し、自生地の冬の最低気温と耐凍度との関係を地球規模で体系づけた。そして、熱帯から亜寒帯にいたる各植生帯の樹種の耐凍度は、分布地の北限付近の最低気温にはほぼ等しく、植物の分布は冬の寒さによって制限されていることを示した。

地球上の植物の半数が分布しているといわれる熱帯林は、白亜紀以来一億数千年にわたって大きな気候変動を経験したことのない安定した生態系である。熱帯の低地では、年間を通じて気温が 20°C 以下に下がることはなく、凍結に耐えられないばかりか、 $0\sim 10^{\circ}\text{C}$ 程度の温度で致死的な傷害を受ける低温感受性の植物が多い。

日本列島は亜熱帯から亜寒帯にいたる植生を擁しており、自生する樹種の耐凍性は大変幅広い。表2-1は、酒井(1982)によって調べられた日本列島の植生帯ごとの樹種(それぞれ25~30種)の耐凍度をまとめたものである。越冬中でも生育温度によっては、植物の耐凍性はその能力の最大限まで達しているとは限らない。各樹種の耐凍性能力を比較するためには、最大限の耐凍性を発現させて測定する必要があるので、いずれも12月下旬から1月中旬に採取し、同じ条件で低温順化させてから測定している。低温順化は $-3\sim -5^{\circ}\text{C}$ に20日間おいた後、さらに -10°C に3日間おくことで通常は最高度に高まるといわれている。ついで1日に 5°C ずつ低い恒温槽に順次移し、所定の試験温度に達した後、その温度に20時間おいてから 0°C の部屋に戻し

表 2-1 日本における常緑および落葉広葉樹の耐凍度。酒井(1982)を一部改変
×印=凍結に耐えないことを示す

植生区分	耐凍度(℃)			北限近くの最低極温(℃)	分布	代表的樹種
	葉	芽	枝の皮層組織			
マングローブ および熱帯・ 亜熱帯海浜樹	×	×	×	0 }	屋久島, 種子島 ~熱帯アジア	ヒルギ類
暖温帯常緑広 葉樹(照葉樹)	-7	-7	-7	-10	北関東以西の暖 地~琉球列島, 台湾, 中国南部	クスノキ, スダ ジイ, アカガ シ, ヤブツバキ
	-17	-17	-17	-15		
暖温帯落葉広 葉樹	—	}	}	}-5	関東地方以西の 暖地	サルスベリ, ム クロジ, ムクノ キ
		-15	-15	-15		
冷温帯落葉広 葉樹(A)	—	}	}	}-20	日高, 石狩低地 帯以南~九州ま での山地帯	ブナ, ケヤキ, カエデ属, クマ シデ属
		-40	-40	-25		
冷温帯落葉広 葉樹(B)	—	}	}	}-30	中国東北部, 沿 海州, サハリン, 北海道~本州中 部地帯	ミズナラ, ダケ カンバ, ドロノ キ
		-70	-70	以下		

て融解させる。融解後はポリエチレンの袋に入れて乾燥を防ぎ1か月間室温においた後に、各組織の褐変の状態を調べて被害程度を判定する。各組織が傷害なく耐えることのできる最低温度を耐凍度として表してある。

屋久島の海岸地域を北限とする熱帯・亜熱帯性の常緑広葉樹は凍結にほとんど耐えられない。しかし、屋久島の海岸付近の1月の平均気温は約10℃で氷点下には下がることはないので、耐凍性がなくても、この地域では十分に生存が保証されている。一方、鹿児島以北の照葉樹の分布域では、冬季の気温は氷点下には下がる。これに対応して照葉樹は軽度の凍結に耐える能力をもっている。照葉樹の分布域は、南西日本から太平洋岸・日本海岸沿いに東北地方の北緯38~40°まで北上しており(図1-1)、分布限界付近での最低極温は約-15℃である。表2-1に示すように、照葉樹は葉・芽・枝ともに-7~-17℃程度の耐凍度をもっており、これは分布北限の最低温度にほぼ一致している。照葉樹の分布が冬の寒さによって制限されていることは、このよ

うに照葉樹のもつ耐凍性からも実証される。

照葉樹の分布限界を超えた本州中部の山地，東北地方，北海道南西部にかけての冷温帯落葉広葉樹林では(図1-1)，冬季の最低気温は $-20\sim-25^{\circ}\text{C}$ まで下がる。照葉樹に比べるとブナ(*Fagus crenata*)，カエデ属(*Acer*)，クマシデ属(*Carpinus*)などの冷温帯落葉広葉樹の芽・枝の耐凍度は格段に高く， $-20\sim-40^{\circ}\text{C}$ である(表2-1)。このような高い耐凍性を獲得したことで，これらの落葉広葉樹は冷温帯の寒く厳しい冬を生き抜くことができるのである。冷温帯落葉広葉樹のうち，冬季に -30°C 以下まで冷え込む北海道内陸部からサハリン，ロシア沿海州，中国東北部まで分布しているミズナラ(*Quercus crispula*)，ダケカンバ(*Betula ermanii*)などは，さらに耐凍性が高く，芽や枝の皮層組織は $-50\sim-70^{\circ}\text{C}$ の低温に耐えることができる。しかし，木部の放射組織は $-30\sim-40^{\circ}\text{C}$ の耐凍度をもつにとどまり，おそらく最も耐凍性の弱い器官の耐凍度によって分布の北限が決められているのだろう。実際，さらに高緯度の東シベリアやアラスカの亜寒帯針葉樹林に混交する落葉広葉樹のヤナギ属(*Salix*)，ハコヤナギ属(*Populus*)，カバノキ属(*Betula*)の種では木部の放射組織も -70°C まで耐えることができる。

なお，落葉広葉樹であっても，照葉樹と同じ分布域をもつ暖温帯落葉広葉樹のムクノキ(*Aphananthe aspera*)，サルスベリ(*Lagerstroemia indica*)などは照葉樹とほぼ同じ $-5\sim-15^{\circ}\text{C}$ の耐凍度しかもたない。したがって冷温帯落葉樹が越冬できるのは，単に冬に落葉するためだけではなく，暖温帯樹種に比べて枝・芽も高い耐凍性を獲得したことによるということができる。照葉樹がたとえ冬に落葉したとしても，枝・芽の耐凍性は低く， -15°C 以下に冷え込むような寒冷地で越冬することはできないはずである。

日本列島で最も冬の寒さが厳しい北海道の内陸部や本州中部の高山帯，亜高山帯に優占できるのは，マツ科針葉樹(*Pinaceae*)だけである(図1-1)。これらマツ科のトウヒ属(*Picea*)，モミ属(*Abies*)，マツ属(*Pinus*)，カラマツ属(*Larix*)はシベリア，アラスカ，北欧の連続した北方マツ科亜寒帯林を構

表 2-2 針葉樹の冬の耐凍度，日本に自生する樹種については酒井(1975)，アラスカ・シベリアの樹種についてはSakai(1983)による。

A 温帯性針葉樹

科名	種名	耐凍度(℃)			分布
		葉	芽	枝	
マツ科	<i>Abies firma</i> (モミ)	-25	-25	-40	岩手県南部 ～屋久島
	<i>Picea polita</i> (ハリモミ)	-25	-30	-50	福島県以南～九州
	<i>Tsuga sieboldi</i> (ツガ)	-20	-25	-30 -40	栃木県以南 ～屋久島
	<i>Pseudotsuga japonica</i> (トガサ)	-20	-20	-25	紀伊半島～四国
ヒノキ科	<i>Thuja standishii</i> (クロベ)	-20	-25 -30	-40	青森県以南 ～島根県及び 四国
スギ科	<i>Cryptomeria japonica</i> (スギ)	-20 -25	-20 -25	-20 -25	青森県以南 ～屋久島

B 亜寒帯，亜高山帯，高山帯針葉樹

*印は，少なくとも指示温度までの凍結に耐えられることを示す

科名	種名	耐凍度(℃)			分布
		葉	芽	枝	
マツ科	<i>Tsuga diversifolia</i> (コメツガ)	-70	-35	-70*	青森県～中部山岳 地帯，他に紀伊半 島及び四国の山岳 地帯
	<i>Abies homolepis</i> (ウラジロモ)	-70	-30	-70*	主として中部山岳 地帯，四国，紀伊 半島，福島・栃木 両県の山岳地帯
	<i>Abies veitchii</i> (シラビソ)	-70	-35	-70*	主として中部山岳 地帯，他に福島・ 栃木・奈良各県及 び四国の山岳地帯
	<i>Abies mariesii</i> (オオシラビソ)	-70	-35	-70*	青森県～中部山岳 地帯及び白山，富 士山
	<i>Abies sachalinensis</i> (トドマツ)	-70	-35	-70*	北海道，サハリ ン南部，南千島

<i>Picea jezoensis</i> var. <i>hondoensis</i> (トウヒ)	-70	-40	-70	日光, 中部山岳地帯及び大台ヶ原, 大峰山
<i>Picea jezoensis</i> (エゾマツ)	-70	-40	-70*	北海道, サハリン, 南千島, ロシア沿海州
<i>Picea glehnii</i> (アカエゾマツ)	-70	-40	-70*	北海道, サハリン南部, 南千島
<i>Larix kaempferi</i> (カラマツ)	—	-30	-70*	主として中部山岳地帯
<i>Pinus pumila</i> (ハイマツ)	-70	-70	-70*	東シベリア, サハリン~中部山岳地帯
<i>Abies sibirica</i>	-70	-70	測定値なし	シベリア
<i>Picea glauca</i>	-70	-70	測定値なし	アラスカ
<i>Picea mariana</i>	-70	-70	測定値なし	アラスカ
<i>Larix sibirica</i>	—	-70	-70*	東シベリア
<i>Larix laricina</i>	—	-70	-70*	アラスカ

成し、北半球の最も寒冷な気候に適応した種を分化させることに成功した種群である。地球上の針葉樹は約700種といわれるが、それらの多くは温帯域に分布し、北方マツ科亜寒帯林を構成するのは約15種、中緯度の亜高山性針葉樹は約40種にすぎない。このように少数の限られた樹種だけしか分布できないことから、亜寒帯、亜高山帯の気候が、植物の生存にとっていかに厳しいものであるかがわかる。表2-2Aに示すように、温帯性針葉樹の多くは葉・芽・枝ともに $-20\sim-30^{\circ}\text{C}$ 程度の凍結にしか耐えられない。一方、高山帯、亜高山帯、亜寒帯に生育するマツ科針葉樹は、温帯性針葉樹に比べて著しく高い耐凍性をもっており、葉・枝はほとんどの樹種で -70°C 以下の凍結に耐えることができる(表2-2B)。しかし芽についてみると、モミ属、トウヒ属、ツガ(*Tsuga*)属、カラマツ属では、 $-30\sim-40^{\circ}\text{C}$ までの凍結にしか耐えられず、ほぼ生育地の最低温度に等しい(表2-2B)。アラスカ、シベリアの北方亜寒帯林の樹種、それに日本の高山性のハイマツ(*Pinus*

pumila)だけが、芽も -70°C 以下の凍結に耐えることができる。北方マツ科亜寒帯林では冬季にはたえず -30°C 以下に下がり、最低気温は $-50\sim-70^{\circ}\text{C}$ に達することもあり、半年以上にわたって土壤凍結が続く地帯であり、ここで生存するためには、すべての器官で高い耐凍性を必要としているのである。このように、マツ科針葉樹で最も耐凍性の弱い器官は芽であり、芽の耐凍性によって、高緯度の最も厳しい冬をもつ地域への分布が制限されているといえる。なお、モミ属やカラマツ属の芽は、冬の凍結や乾燥に適応した特殊な構造をもっている(酒井 1982, 1995)。

以上のように酒井(1982, 1995)の一連の研究から、東アジアの植生帯を構成する主要樹種の耐凍性が明らかとなった。第三紀後半から始まった北半球・中緯度での著しい寒冷化と、それに続く氷河時代を通じて厳しい寒冷気候に繰り返しさらされることで、本格的な寒冷適応能力を獲得した限られた樹種が、現在の冷温帯落葉広葉樹林と亜寒帯針葉樹林・亜高山帯針葉樹林を構成していると結論づけられている。冬の寒さが厳しい高緯度地域に生育する樹種ほど強い耐凍性をもっており、耐凍性の程度が樹木の分布を決定づける主要な要因の一つであることは間違いない。

ところで熱帯下部山地林からつながる暖温帯常緑広葉樹林は、第三紀以降の寒冷化の時代に十分な寒冷適応ができなかった種群とされている。確かに、熱帯・亜熱帯樹種は凍結に耐えることはできないものの、照葉樹は冬季にはある程度(約 -15°C)の凍結に耐える能力をもっている。また、現在の冷温帯落葉樹の祖先と考えられる第三紀周極植物群もすでに $-5\sim-15^{\circ}\text{C}$ 程度の耐凍度をもっていたことが、それらの遺存種の耐凍度から推定されている。したがって、ある程度の耐凍性能力は遅くとも第三紀前半までには獲得されていたのであろう。現在の照葉樹と第三紀周極植物群の耐凍度が $-7\sim-17^{\circ}\text{C}$ で、ほぼ同じであることから、冷温帯落葉広葉樹や亜寒帯・亜高山帯針葉樹がもつような $-20\sim-70^{\circ}\text{C}$ まで耐えることのできる本格的な耐凍性とは、そのメカニズムが異なると推察することができる。詳しくは次の 2.2 で論じ

よう。

2.2 休眠と低温順化

冬季に凍結を伴う温帯以北に分布している植物は、冬季は耐凍性が高く、その程度は自生地の最低気温に近い。しかし、冬季に高い耐凍性をもつ寒冷地の植物であっても、春～夏の生育期間中は、氷点下の凍結にほとんど耐えることができない。夏から冬に向けて体制を変換させて、休眠に入り、徐々に耐凍性を獲得していく。この過程を低温順化という。先の2.1で述べたように、冷温帯落葉広葉樹や亜寒帯針葉樹は第三紀後半以降の寒冷化の時代に、本格的な寒冷適応能力を獲得した種群であり、一方、暖温帯常緑広葉樹は温暖な気候のもとで種分化した後、第三紀後半以降も本格的な寒冷適応能力を身につけることなく、温暖な地域に分布が限られている種群である。両者の寒冷適応能力の違いは、まず耐えられる凍結温度にみられた(表2-1)。暖温帯常緑広葉樹(照葉樹)は $-7\sim-17^{\circ}\text{C}$ 程度の凍結にしか耐えられないが、冷温帯落葉広葉樹や亜寒帯・亜高山帯針葉樹はより低温での凍結に耐えることができる。もう一つの大きな違いは、低温順化の仕方にみられる。

冷温帯落葉広葉樹や亜寒帯・亜高山帯針葉樹で、秋の初めに休眠に入って低温順化を開始する引き金となるのは短日条件である。日長が短くなることは、やがて厳しい冬がくることを最も確実に知らせてくれる情報である。冬芽がいったん休眠に入ると、例え 20°C 以上の好適な温度に移しても開芽することはなく耐凍性が保たれる。休眠が解除されるには、一定期間、低温条件を経験する必要がある。このように冷温帯落葉広葉樹や亜寒帯・亜高山帯針葉樹は、冬季を迎えるまでに十分な耐凍性を、毎年確実に身につけて、寒冷な地域で安全に越冬するための低温順化能力を獲得した種群である。これに対して、暖温帯常緑広葉樹(照葉樹)の低温順化過程はもっと不安定である。短日条件ではなく、約 15°C 以下の温度にさらされることが休眠導入の引き

金となる。温度は日長に比べると不確実な情報である。温度は年変動が大きく、特に寒冷地では秋に暖かな日が続いた後に、急に凍結するような低温となることも多い。したがって、低温条件を休眠導入のシグナルとしている暖温帯常緑広葉樹は、寒冷地では継続して安全に低温順化を行って越冬することは難しいであろう。さらに暖温帯常緑広葉樹では、いったん冬芽が休眠に入っても、 20°C 以上の比較的高い温度では開芽してしまい耐凍性も失われる。このことも、暖温帯常緑広葉樹の休眠が完全なものでなく、十分な低温順化能力を獲得できなかったことを示している。このように、暖温帯常緑広葉樹は冬季には $-7\sim-17^{\circ}\text{C}$ 程度の耐凍性をもつものの、そのメカニズムや安定性は冷温帯落葉広葉樹や亜寒帯・亜高山帯針葉樹とは異なっている。そこで、それぞれの低温順化の過程について詳しくみていくことにしよう。

2.3 冷温帯落葉広葉樹と亜寒帯・ 亜高山帯針葉樹の低温順化

冷温帯落葉広葉樹や亜寒帯・亜高山帯針葉樹は秋の初めの短日条件下に、それぞれの限界日長で低温順化を開始する。日長の情報は葉のファイトクロームで受け取られ、成長抑制物質であるアブシジン酸(ABA)の合成が誘導される。ABAの作用で伸長成長は停止し、冬芽は休眠に入る(図2-1のA点、B点)。この時期はまだ落葉前で光合成を行っており、その同化産物は多量のデンプンとして蓄えられる。このデンプンが越冬中と春の成長開始に必要なエネルギー源となる。引き続き低温順化の過程は、2段階に分けて進行する。第一の準備段階では、休眠状態に入った植物で内生的に進行し、氷点下の低温にさらされなくとも、徐々に耐凍性が高まっていく(図2-1のⅠ)。しかし、第一段階のままでは $-10\sim-15^{\circ}\text{C}$ 程度の凍結に耐えるのが限界であり、休眠も解除されない。それ以上に耐凍性を高めるためには少なくとも $-3\sim-5^{\circ}\text{C}$ の低温に2週間以上さらす必要がある(図2-1のⅡ)。氷点下の温度に一定期間さらされることで、耐凍性はその種のもつ最大限まで高められ

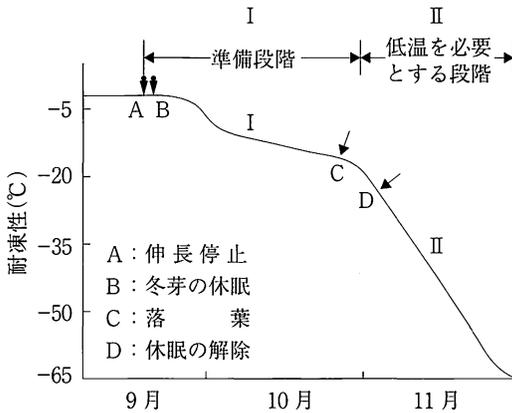


図 2-1 植物の耐凍性増大過程. 札幌に自生する落葉樹について模式図で表してある. 酒井(1982)による.

る. 低温に一定期間さらされることで冬芽の休眠が解除されるが(図 2-1 の D 点), 気温は冬を迎えて低く, 開芽や耐凍性の消失の心配はなく, 耐凍性が高い状態を保ったまま安全に厳冬期を過ごす. 休眠解除後は温度条件さえよくなれば, 開芽のためのプロセスが始まる. 3月に入って平均気温が 0°C を上回るようになると, 耐凍性は急速に失われ, やがて成長が再開される(図 2-2).

秋から冬にかけての低温順化過程では, 夏の成長期から冬の休止期への代謝パターンの変換, 細胞内の糖, タンパク質, リン脂質などの凍結防御物質の増加, 生体膜の変化, 過酸化物の分解能の高まりなどが相伴って起こる(4.7 参照). 同時に細胞の構造も変化する. 生育期間中には細胞のほとんどは大きな液胞で占められているが, 冬には液胞は小胞化し細胞質の多い状態となる. これらの一連の低温順化過程を経て, 冬の細胞は高い耐凍性を獲得することができる. 図 2-3 は, 耐凍度と糖含量の季節変化を示している. 初秋の伸長停止後には多量のデンプンが蓄積されるが, 気温が 5°C 以下に低下してくると, デンプンは糖や糖アルコールに変わり, それに伴って細胞の浸透濃度が増加し, 耐凍度も著しく高まる様子がみてとれる(2.5 参照).

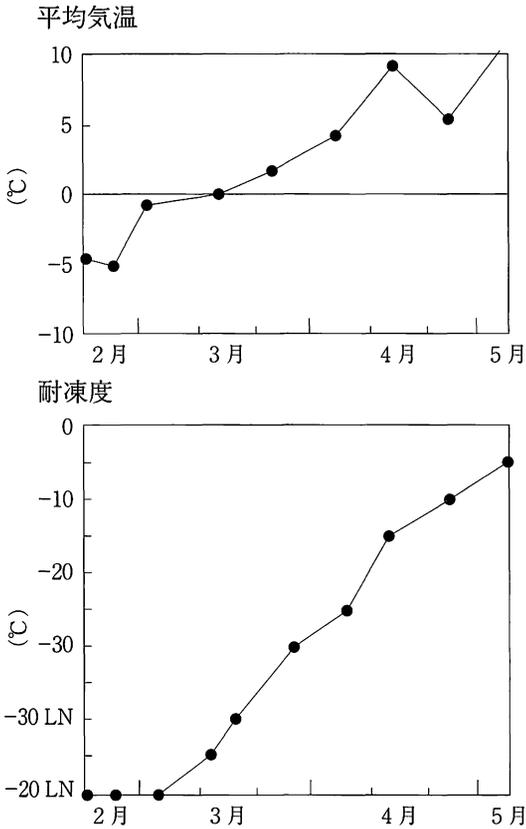


図2-2 冬から春にかけての気温の上昇に伴う耐凍性の消失過程。札幌に自生するポプラの枝。図中の-20 LNと-30 LNは、 -20°C または -30°C で予備凍結後、液体窒素に入れたことを示す。酒井(1982)を一部改変。

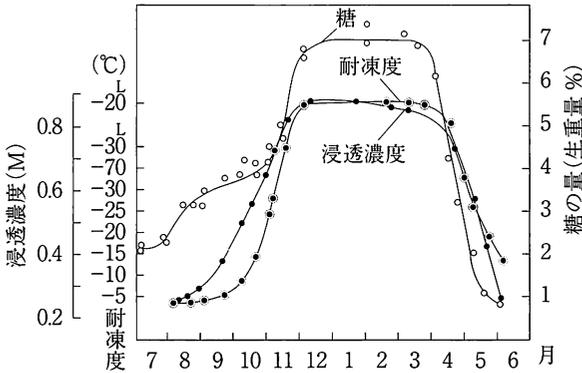


図2-3 ニセアカシアの枝の皮層組織における糖の量、浸透濃度と耐凍度の季節変化。酒井(1982)を一部改変。

2.4 暖温帯常緑広葉樹(照葉樹)の低温順化

冬季に 0°C 以下に冷え込む九州以北に分布する照葉樹は、冬季には $-7\sim -17^{\circ}\text{C}$ 程度の凍結には耐えることができる(表2-1)。しかし、低温順化の過程は、強い耐凍性をもつ寒冷地の樹種とは異なる。照葉樹の低温順化についての研究例は少なく、必ずしも全容が明らかになってはいない。その中で、永田らによる一連の照葉樹の低温順化についての研究が注目される。万木・永田(1981)は、クスノキ(*Cinnamomum camphora*)、ヤマモモ(*Myrica rubra*)、アラカシ(*Quercus glauca*)、タブノキ(*Michilus thumbergii*)について、三重県産種子から育てられた苗木を用いて日長と休眠導入の関係について調べた。その結果、いずれの日長においても、 20°C 以上の温度では断続的に開芽して枝の伸長成長が続き、短日条件でも休眠に入ることはなかった。しかし約 15°C 以下の低温にさらされると休眠に入り、その後の温度条件が 18°C 以下では開芽しなくなる。この休眠は、一定期間続く低温にさらされることによって解除され、 18°C 以下の温度条件下でも開芽は可能と

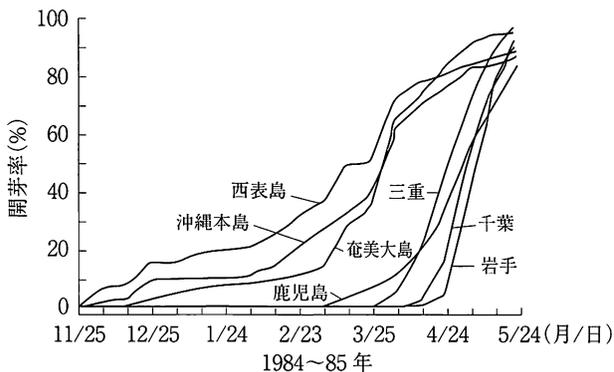


図 2-4 各地産のタブノキ冬芽の三重における開芽過程. 野外で霜よけをした状態で越冬させたもの. 永田 (2002)による.

なる。寒冷地の樹種における短日条件によって誘導される休眠が安定したものであるのとは対照的に、照葉樹は休眠が最も深いときでも $20\sim 25^{\circ}\text{C}$ の温度では容易に開芽してしまうので、安定した休眠とはいえず、永田 (2002) は「相対休眠」と呼んでいる。

タブノキは凍結の危険のない亜熱帯から、東北地方の海岸域まで分布している。そこで、照葉樹が亜熱帯から温帯域に分布を拡大する過程において、冬季の凍結に適応するために、どのように休眠特性や低温順化の仕方が進化したかをみるのに好適な樹種である。永田・万木 (1990) は、各地のタブノキの種子を集めて育てた実生苗について、三重大学構内で越冬試験を行った。その結果、図 2-4 に示すように西表島、沖縄本島、奄美大島の亜熱帯地域産のタブノキは、11 月から 4 月にかけて連続的に開芽を続け休眠に入ることがなかった。そのため霜よけをしないで越冬させると、これらの実生苗は凍死して枯死率が高く、三重ではほとんど越冬できなかった (表 2-3)。休眠に入らない亜熱帯産の苗は耐凍性を獲得できなかったことがわかる。これに対して鹿児島県以北のタブノキの実生苗は、11~3 月までの間は開芽することはなく (図 2-4)、休眠状態にあって、耐凍性も高まって越冬率も格段に高か

表 2-3 三重における各地産タブノキの冬芽の越冬生存率(%)

永田(2002)	
西表島, 石垣島	0~ 10
沖縄本島	0~ 20
奄美大島	20~ 50
鹿児島(指宿)	70~ 90
三 重	90~100
高 知	90~100
千 葉	100
宮 城	100
山 形	100
岩 手	100

った(表 2-3). 三重県津地方の平均降霜期間は11月19日~4月8日で、鹿児島県以北各地のタブノキは冬季の休眠により降霜期間中は開芽しない仕組みを獲得しているとみられる. 冬季の休眠能力をもたない亜熱帯産(石垣島)と相対休眠を行う温帯産(宮城県)のタブノキについて、さらに詳しい実験が行われている(表 2-4). 石垣島と宮城県産のタブノキの3~4年生実生苗を三重大学構内で越冬させ、10月、12月、3月に苗が休眠あるいは休眠解除のどちらの状態にあるかを確かめるための処理を行った. 苗を16時間日長で高温条件(20~25°C)または低温条件(13~18°C)におき、その後の開芽過程を追跡した(表 2-4). 宮城県産苗を低温条件(13~18°C)に移す場合には、10月22日に処理を開始すると100日たっても、まったく開芽することがなく、三重県地方での秋の気温のもとで、すでに休眠に入っていたことを示している. 12月26日に処理を開始したものでは、100日以内にすべて開芽し、さらに3月6日に処理を開始したものでは30日以内にすべて開芽した. 三重県地方の冬の低温によって相対休眠が12月末までに解除されていて、13~18°Cの温度のもとで開芽が可能となったことがわかる. これに対して石垣島産の苗では、10月、12月いずれに処理を開始しても、低温・高温条件ともに50日以内にほぼすべてが開芽してしまい、休眠に入ることがないこと

表 2-4 石垣島および宮城県産タブノキの休眠の有無を調べた実験結果。
三重大学構内で実生苗を越冬させ、10月、12月、3月にそれぞれ、11~12本ずつを
一定の温度・日長条件に移した後に開芽した個体数を示す。

永田(2002)を一部改変。

		処理開始後日数(日)									
		0	10	20	30	40	50	60	70	80	90
石垣島産											
20~25℃ 16時間日長											
処理開始日	10月22日	0	9	11							
	12月26日	0	9	9	9	10	11				
13~18℃ 16時間日長											
処理開始日	10月22日	0	1	5	12						
	12月26日	0	4	10	10	10	12				
宮城県産											
20~25℃ 16時間日長											
処理開始日	10月22日	0	3	10	11						
	12月26日	0	2	10	12						
	3月6日	0	1	11							
13~18℃ 16時間日長											
処理開始日	10月22日										0
	12月26日				0	1	3	7	11	12	} 休眠解除
	3月6日	0	5	12							

を示している。また宮城県産苗を高温条件に移す処理では、いずれの時期にも40日以内にすべて開芽した。宮城県産苗は10月にはすでに休眠に入っているはずだが、20℃以上の高温条件におくと開芽してしまうような不完全な休眠であるといえる。タブノキの事例は、暖温帯常緑広葉樹(照葉樹)が、凍結の危険のない亜熱帯から、凍結を伴う九州以北の温帯地域へ分布拡大した過程で、不完全ながら冬芽の休眠と耐凍性能力を獲得したことが、凍結を伴う分布地での生存を可能とした大きな要因であったことをものごとっている。

2.5 細胞外凍結

本州中部の高山帯の冬は長く、半年にわたって氷点下の気温が続き、越冬しているハイマツの葉はバリバリに凍結したままである(図2-5口絵参照)。亜高山帯の林床低木であるハクサンシャクナゲも厳冬期には -10°C 以下の気温にさらされ、常緑葉が凍結して細い筒状に巻いて越冬する(図4-20B口絵参照)。植物はどのような仕組みで凍結するのか、またこれらの植物はなぜ凍結に耐えられるのだろうか。

実はこれら凍結して冬を越す植物も、生きている細胞中の水が凍結(細胞内凍結)すると枯死してしまう。すべての植物は細胞内凍結に耐えることはできず、これらの植物で凍結しているのは細胞外の水であり、細胞外凍結と呼ばれる。したがって植物の耐凍性とは、冬季の凍結温度のもとで細胞外凍結に耐えることと、細胞内凍結を避ける能力をもつことを意味する。水や溶液をゆっくり冷却していくと、その氷点まで冷却されてもすぐには凍結せず、しばらくは過冷却状態を保ち液体のままにとどまる。冷却を続けていくと、やがて凍結が始まり、この温度が過冷却点である。植物体を冷却していくとき、細胞内は糖類など多量の溶質を含んで浸透濃度が高いために、氷点降下により凍りにくく、まず溶質濃度がごく低い細胞間隙や道管・仮道管の水が過冷却点に達して凍結を始める。多くの植物でこの温度は $-5\sim-8^{\circ}\text{C}$ である。細胞内の溶液と細胞間隙の水とは、半透性の細胞膜を境に熱力学的な平衡を保っている。水も溶液も低温になるにつれて蒸気圧は低下するが、図2-6に示すように細胞内の溶液は蒸気圧降下のために、同じ温度では常に細胞外の水よりも蒸気圧は低い。そのため、細胞内・外の水は半透性の細胞膜を境に接していても細胞内の水が外に出ることはない(図2-7A)。ところが、細胞間隙の水が凍ると、急速に氷の表面の蒸気圧(化学ポテンシャル)は低下し、冷却を続けていくとやがて過冷却状態の細胞溶液よりも蒸気圧は低くな

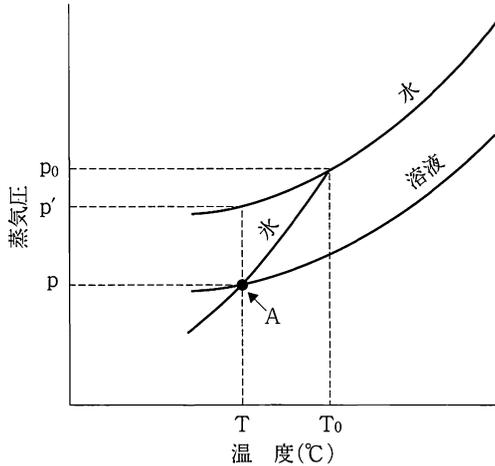


図 2-6 水、氷、溶液の温度と蒸気圧の関係。氷点以下の温度では過冷却している水や溶液は同じ温度の氷よりも高い蒸気圧をもっている。 p_0 ：氷点 T_0 における水の蒸気圧， p' ： T における過冷却水の蒸気圧， p ：溶液の氷点 T における蒸気圧。A 点以下の温度では，過冷却状態の溶液の蒸気圧は，氷の表面の蒸気圧よりも高くなる。酒井(1982)による。

る(図 2-6 の A 点)。すると蒸気圧の高い細胞内から低い細胞間隙の氷晶へと化学ポテンシャルの差を打ち消すように，水が細胞膜を通過して外側に出て氷の表面に達し凍る(図 2-7C)。これが細胞外凍結である。このようにして，細胞内から細胞外への水の移動は平衡となるまで徐々に進み，細胞は脱水して収縮し氷に囲まれる。

細胞外凍結による脱水量は，凍結温度 $t(^{\circ}\text{C})$ と細胞内溶液の初期の浸透濃度 $vm_i(\text{Osm})$ によって決まる。不凍結水量の割合 q は式 2-1 で近似される(吉田 1999)。

$$q = 1.86 vm_i / t \quad (2-1)$$

低温順化によって細胞の糖濃度が高まり，浸透濃度が 0.4 Osm から 1.0 Osm

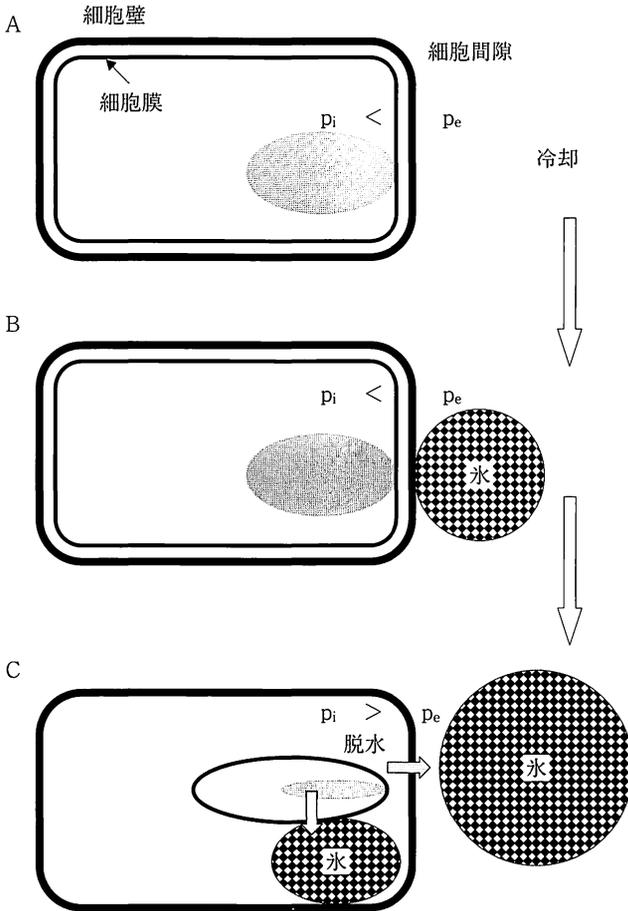


図 2-7 細胞外凍結のメカニズムを表す模式図. p_i : 細胞内の蒸気圧, p_e : 細胞外の蒸気圧, A: 細胞間隙の水が過冷却状態のときには, 細胞内の蒸気圧のほうが低い, B: 温度低下とともに細胞間隙の水が凍ると氷表面の蒸気圧が急に低下する, C: 温度の低下がさらに続くと, 細胞内の蒸気圧は細胞外の氷の蒸気圧よりも高くなり, 細胞内の水は細胞外の氷表面に達して凍る. こうして細胞内の脱水が進み細胞は収縮する.

まで増加したと仮定すると, 細胞内水分の 80% が脱水される凍結温度は, 式 2-1 により -3.7°C から -9.3°C まで低下する. 仮に細胞の傷害が 80% の凍結脱水で起きるとすると, この場合は約 6°C 分の耐凍度が増すことになる.

ただし糖の増大によって耐凍性が高まる過程では、凍結脱水の緩和以外のメカニズムも複数作用していると考えられている。さらに、耐凍性獲得には多くの生理的過程が関与しており、単一要因だけで耐凍性のメカニズムを説明することはできないであろう。

細胞溶液の浸透濃度が1.0 Osmの場合、式2-1によると、 -5°C の細胞外凍結による不凍結水量は37%あるが、 -25°C の細胞外凍結では7%まで減少し、著しい脱水を受けることになる。したがって細胞外凍結は、細胞にとっては乾燥ストレスと同じように作用するのである。それを直感的に表しているのが図2-8(口絵参照)で、冬の早朝に霜が降りて、細胞外凍結した葉と花の様子である。葉や花柄が凍結脱水して、真夏に強い太陽光を受けてしおれたときのように、膨圧を失っているのがわかる。やがて太陽が昇ると葉温が上がり、氷が融解すると再び細胞は吸水して葉や茎の膨圧は回復してくる。細胞外凍結も、ある限界を超えると脱水や、それに伴う細胞膜の収縮などのために、凍結傷害が起こる。その限界は種や組織によって異なり、それが前に述べた(2.1参照)耐凍性の種間差である。著しい低温下での細胞外凍結による強度の脱水に耐えられる種だけが、高緯度地方や温帯高標高域に分布できる。一方、凍結脱水がすすむと、細胞内では脱水されて溶質濃度がますます高まるので、さらに氷点が降下し、低温下でも危険な細胞内凍結は起こりにくくなる。しかし、冷却速度が速いと、凍結脱水がまにあわずに、細胞内溶液が過冷却点まで冷却して細胞内凍結が起こり、細胞膜や細胞の構造が破壊されて枯死する。実際には自然界での気温の低下速度は日変化の場合でも、十分にゆっくりであり、低温順化した植物では細胞内凍結の危険はない。

結局、どの程度の低温まで耐凍性をもって生存できるかということは、細胞外凍結に耐える能力、すなわち凍結脱水と、それに伴う細胞膜の収縮・変形に耐える能力によって決まる。その種のもつ耐凍性を超えた低温状態で、凍結傷害が起こると、まず細胞膜の半透性が失われて細胞からイオンやアミノ酸などが細胞外に流出する。このことから生体膜の損傷が凍結傷害の原因

であるといわれてきた。凍結脱水による細胞の著しい収縮・変形に伴って、細胞膜と細胞内膜(プラスチド、液胞膜など)が異常接近することや、細胞膜を構成するタンパク質やリン脂質の結合水が脱水されることなどが、細胞膜の構造を不安定化し、不可逆的な損傷を与えると考えられている。耐凍性の強い植物では低温順化の過程で、糖類や低温ストレスによって誘導されるタンパク質などが、膜と膜の間に介在し、膜どうしの異常接近による損傷を防いだり、細胞膜を構成するリン脂質の不飽和化により膜を安定化するなどの防御機構が働くと考えられている。低温順化の過程については、分子レベルでの研究が活発に行われており、凍結傷害や耐凍性についての実体が統一的に解明されることが期待される。

第3章 乾燥ストレスと樹木

照葉樹の北限や高度限界近くでは、冬に常緑葉が損傷を受けやすい。気温が耐凍性の範囲内の温度であっても損傷が起こることから、低温以外の要因の関与が考えられる。寒さの厳しい地域で冬に葉をもつことで、一つには乾燥ストレス、もう一つには強光ストレスを受けやすい可能性がある。この章では、樹木が冬季に受ける乾燥ストレスについて、植生帯ごとの樹木を取りあげて考えていこう。

3.1 樹木を通る水の流れ

植物の乾燥ストレスがどのように起こるのかを知る前に、まず正常に営まれている植物の水分収支を理解しておこう。植物が光合成、呼吸、成長などの生理活性を順調に維持するためには、植物体は常に十分な水分(約80%生重量当たり)を保持していなければならない。しかも、その水は葉からの蒸散によって絶え間なく大気中に失われるので、土壌中に広がっている根から吸水し、幹や枝の通導組織(道管または仮道管)を通して運ばれる水によって補い、常に動的平衡を保つ必要がある。動的平衡が保てなくなるのは、土壌の乾燥や低温で吸水が十分に行えない場合、強い日射や乾燥で蒸散が多過ぎる場合、あるいは通導組織に何らかの障害が生じて水の流れが減少する場合で、葉の含水量は低下し、植物は水ストレスの状態となる。吸水、通導組織内の水移動、蒸散の過程は、土壌-植物体-大気連続体(SPAC: soil plant atmosphere continuum)と呼ばれる、ひとつながりの水移動の経路として扱うことができる(図3-1)。このSPACには生理的過程も関与しているが、主要な部分を物理的過程として扱うことにより、植物の水分収支に関わる様

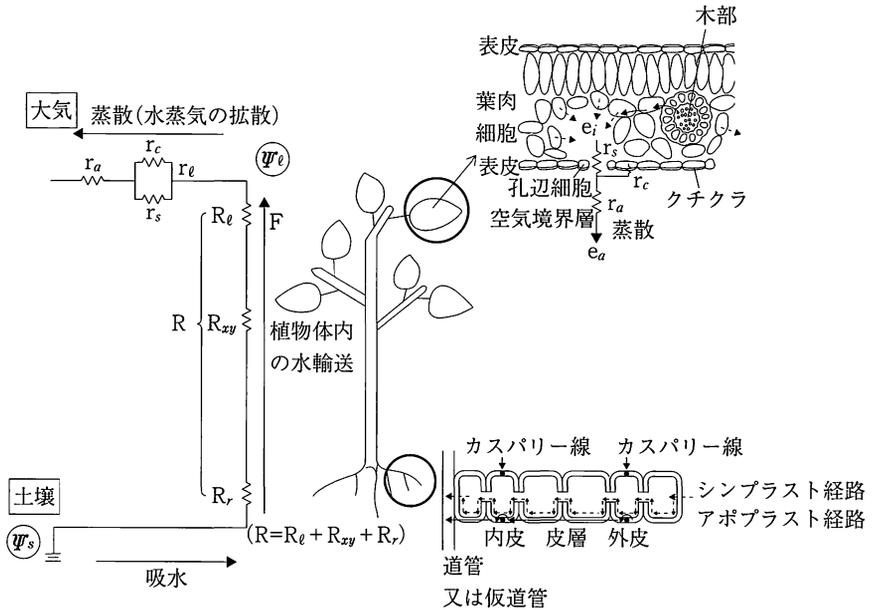


図 3-1 土壌—植物体—大気 (SPAC) の経路における水の流れを表す模式図. 根で吸水した水が通導組織を経て葉に達し、蒸散によって水蒸気として大気に放出される過程がオームの法則のアナロジーとして物理的に説明できる. 葉からの蒸散と根における吸水については、それぞれ拡大して示してある.

々な現象を統一して理解することが可能となる. SPAC における水の流れは、電気回路におけるオームの法則になぞらえて (図 3-1)、次のように表される.

$$F = \frac{\psi_s - \psi_l}{R} \tag{3-1}$$

式 3-1 は、植物体内を通る水の流速 F が、土壌と葉の水ポテンシャルの差 ($\psi_s - \psi_l$) に比例し、この系全体の通水抵抗 R に反比例することを表している. これは、オームの法則のアナロジーとして、電流が電位差に比例し、回路の抵抗に反比例して流れることに対応している.

(1) 水ポテンシャル

式 3-1 中の水ポテンシャル ψ (MPa) は、水の熱力学的状態を示し、系内

の水と純水の化学ポテンシャルの差($\mu - \mu_0$)を水の部分モル容量 V で割ったものとして定義され、土壌や植物の水分状態を表す。

$$\Psi = \frac{\mu - \mu_0}{V} \quad (3-2)$$

水ポテンシャル Ψ が負の値をとる場合は、その系が吸水し、正の値では水を押し出す。水移動は Ψ の高い系から低い系に向かって起こる。したがって「水ポテンシャル Ψ が高いほど多くの利用可能な水を含んでいる」とみなすと直感的にわかりやすい。植物細胞の水ポテンシャル Ψ は、式 3-2 のような要素から構成される。

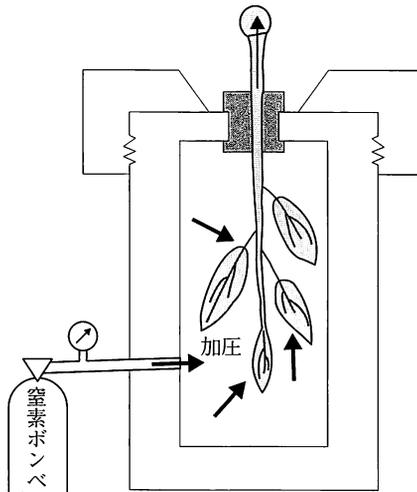
$$\Psi = \Psi_p + \Psi_\pi + \Psi_m \quad (3-3)$$

Ψ_p は圧ポテンシャル、 Ψ_π は浸透ポテンシャル、 Ψ_m はマトリックポテンシャルである。十分な水を含んでいる細胞の圧ポテンシャル Ψ_p は細胞壁の壁圧によって決まる。細胞膜は吸水すると膨張し細胞壁を押し膨圧が生じる。すると細胞壁は反作用として細胞膜を壁圧によって押し返してくる。このような細胞内の水に加えられた圧は正のポテンシャル値で表される。浸透ポテンシャル Ψ_π は水溶液の化学ポテンシャルで、水溶液が純水と半透膜で隔てられているとき、純水側から水溶液側に水が移動するので、 Ψ_π は負の値をとる。溶けている溶質の濃度が高まるほど、純水側からの水の移動量は増加し、浸透ポテンシャルは低下する(絶対値は大きくなる)。細胞の Ψ_π は、主に液胞に溶けている溶質の濃度で決まる。なお、植物細胞では Ψ_m は無視できる。土壌の水ポテンシャル Ψ_s にも、式 3-3 が適用でき、塩類濃度が極端に高いなど特殊な土壌を除けば、一般に Ψ_π は 0 と近似できる。一方、植物細胞とは異なって、マトリックポテンシャル Ψ_m は無視できない。 Ψ_m は水の土壌粒子への吸着力である。土壌含水量が十分にあるときには Ψ_m は高い(絶対値は小さい)が、土壌が乾燥してくると Ψ_m は低下する(絶対値は大きくなる)。土壌の水ポテンシャル Ψ_s は、ほぼマトリックポテンシャル Ψ_m に

BOX 1

プレッシャーチェンバー法

日中さかんに蒸散を行っている樹木の葉の水ポテンシャル Ψ_0 は、 $-1 \sim -2$ MPa におよび、それにほぼ等しい負圧が通導組織(道管・仮道管)内の水にかかり、張力 T として水を引き上げている。この圧は、大気圧の $10 \sim 20$ 倍である。通導組織内の負圧の程度を実感できるのが、木部負圧を測定するプレッシャーチェンバー法である(図1)。枝を切つて、速やかにチェンバー内に密封して窒素ガスで加圧していく。蒸散をしている枝を切つた瞬間には、通導組織にかかる負圧のために水は切り口の奥に引き込まれる。その水は加圧することによって徐々に戻り、通導組織内の負圧とつりあつた時に、切り口に水が戻ってくる。この時の



BOX 1 図1 プレッシャーチェンバーによるシュートの木部圧ポテンシャル Ψ_{xy} の測定。チェンバー内に圧力を加えていくと、木部内の負圧とつりあつたときに、切り口から水が出てくる。その時の圧力に負号をつけたものが、木部圧ポテンシャル Ψ_{xy} である。

圧力に負記号をつけた値を木部圧ポテンシャル Ψ_{xy} と呼び、葉の水ポテンシャル Ψ_l にほぼ等しい。

等しいとみなしてよい。

植物細胞の水ポテンシャルを、含水量と関連づけて表したのが図3-2である。図中のA点では細胞が十分に吸水して飽和含水量となり、壁圧が最大値 P_A に達している。この時の浸透ポテンシャル Ψ_{π} は点A'であるが、壁圧 P_A を受けて、水ポテンシャルは0 MPa まで上昇している。細胞の含水量が減少してくると細胞膜が収縮するので壁圧 P_B も減少し、水ポテンシャルも減少する(図3-2のB点)。なおこの時、液胞の含水量が低下するために、溶質濃度が高まるので、浸透ポテンシャル Ψ_{π} も少しだけ減少している(図3-2のB'点)。さらに細胞の含水量が減少して細胞膜が収縮し、壁圧が0となると(図3-2のC点)膨圧は失われ、葉はいわゆる「しおれ現象」を起こす。

(2) 蒸散

葉からの蒸散も、同じように物理的な過程として電気回路になぞらえると理解しやすい。図3-1に示すように、葉肉細胞の細胞壁表面から蒸発した水蒸気は式3-4にしたがって、細胞間隙から気孔を通して大気中に拡散する。

$$E = \frac{e_i - e_a}{r_l + r_a} \quad (3-4)$$

蒸散速度 E ($\text{g m}^{-2} \text{s}^{-1}$) は、葉と外気の水蒸気濃度の勾配 ($e_i - e_a$) に比例し、水蒸気の拡散経路の拡散抵抗 ($r_l + r_a$) に反比例する。葉の細胞間隙は水蒸気で飽和しているとみなせるので、 e_i (g m^{-3}) は葉温における飽和水蒸気濃度、 e_a (g m^{-3}) は空気の水蒸気濃度である。拡散抵抗は、葉表面の空気境界層の拡散抵抗 r_a (s m^{-1}) と葉の拡散抵抗 r_l (s m^{-1}) の和であるが、風速 2 m 以上では、 r_a は r_l に対して無視できるほど小さい。葉の拡散抵抗 r_l は気孔抵抗 r_s とクチクラ抵抗 r_c からなっており、これらは並列に配置されているので、

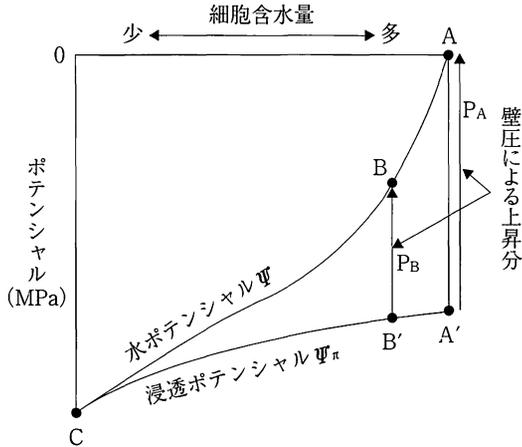


図 3-2 植物細胞の水ポテンシヤルの成り立ちを示す模式図. A: 飽和含水量の細胞, C: 初発原形質分離の細胞. (佐伯 1981 を一部改変)

$$\frac{1}{r_l} = \frac{1}{r_s} + \frac{1}{r_c} \quad (3-5)$$

で表される. または, コンダクタンス g_l (m s^{-1}) として

$$g_l = g_s + g_c \quad (3-6)$$

と表すことも多い. g_s は気孔コンダクタンス, g_c はクチクラコンダクタンスである. 気孔が開いているときには, クチクラ蒸散は無視できるほどに小さいので

$$\frac{1}{r_l} = \frac{1}{r_s} \quad \text{または} \quad g_l = g_s$$

となる. このように蒸散量は, 空気の湿度や温度, 風といった物理的な環境要因で決まるが, 植物は気孔の開閉を行うことで, 蒸散量を制御することができるのである.

(3) 木部を通る水移動

SPAC(図3-1, 式3-1)における水移動の最初の駆動力は葉での蒸散である。蒸散によって水分を失った葉肉細胞は水ポテンシャル Ψ_l が低下するので、より水ポテンシャルの高い細胞から水が移動する。このような水ポテンシャルの落差が、木部の通導組織(道管や仮道管)、さらに根、土壌へと次々に伝わって行って、水ポテンシャルの高い土壌(Ψ_s)から低い葉(Ψ_l)に向かって水の流れが生じるのである。蒸散を行っている葉の水ポテンシャルは負なので、通導組織内の水柱を引き上げる張力となって働く。この水柱は水分子どうしの凝集力と毛管力によって、数十mもの高さの枝先まで連続して切れることなく、通導組織内の水を引き上げることができる。この時、何らかの原因で通導組織内の水が途切れると、引き上げる力は根まで伝わらず水分の通導機能が失われる(3.2参照)。

(4) 通水経路

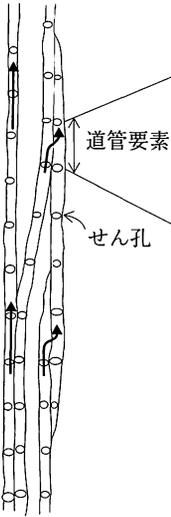
蒸散量と吸水量がバランスをとって動的平衡を保つように、根から葉までの水移動を順調に行うためには、経路となる木部の通導組織は、通水抵抗を大きくしないような通水効率の良い形状をしていることと、水の流れに空洞などが生じて途切れることがないような安全性をもつことが要求される。そこで、まず通水抵抗、通導組織の形態と通水効率について論じよう。

植物体の水の流れを表すSPACの式3-1において、植物体の全通水抵抗 R (hydraulic resistance)は、さらに次のような直列に配置されている各部位の抵抗に分けることができる。

$$R = R_r + R_{xy} + R_l \quad (3-7)$$

R_r は根の皮層細胞の輸送抵抗、 R_{xy} は根・幹・枝の木部の通導抵抗、 R_l は葉肉の輸送抵抗である。 R_r と R_l が、わずかに数層の生きた細胞の抵抗であるのに対し R_{xy} は根から幹・枝を経て葉に到る長い木部の通導組織(道管・仮

A 道管



B 仮道管

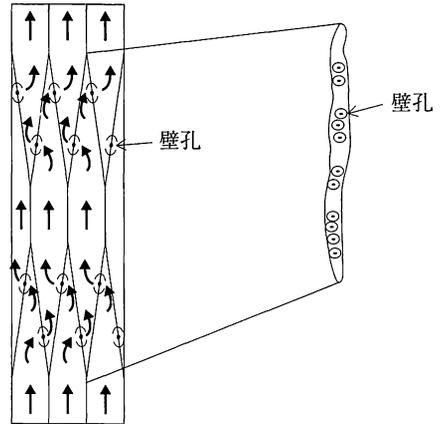


図3-3 道管と仮道管の形態を示す模式図。図中の矢印は水の流れを表す。壁孔の形態についてはBOX 3 図1を参照。Tyree & Zimmermann (2002)をもとに描く。

道管)の抵抗である(図3-1)。細胞間の水移動は抵抗が大きく非常に遅いため、数細胞程度の短距離輸送に限られており、水移動の経路の99.5%以上を占める木部が長距離輸送を担っている。木部の道管・仮道管は、形成層から細胞分裂して作られるが、まもなく死んで膜や原形質などをすべて失い、細胞壁だけが残り空洞のパイプとなったもので、水輸送の機能に特化している。このように木部の通導組織はごく単純な構造であるため、水移動に対する抵抗は大変小さい。木部の細胞壁はさらに二次細胞壁によって補強され、大きな張力にも耐えられるようになっている。針葉樹の仮道管は、細長い紡錘形で、壁孔によって互いに連結し水が移動する(図3-3)。広葉樹の道管は、構成する細胞が多数積み重なってできた長いパイプで、細胞の連結部では細胞壁が全部または一部消失して、せん孔と呼ばれる穴になっており、抵抗は非常に小さく、仮道管に比べると効率よく水が移動できる(図3-3)。道管に

も側壁に壁孔があり、水が移動できる。道管のサイズは直径 25~400 μm 、長さ 200 μm ~1.5 m であるのに対し、仮道管は直径数 μm ~数十 μm 、長さ 1 mm~数 mm と小さい。

このように、樹木の幹や枝では木部の通導組織(道管・仮道管)が水輸送に特化した構造をもつことで効率よく多量の水を長距離輸送することができる。それでも、樹木では数 m~数十 m に及ぶ長い輸送経路となるので、その水分通導抵抗は、樹木の全抵抗の 50% か、それ以上を占める。したがって、樹冠の葉の水分状態は、通導組織の水輸送効率によって大きく影響される。幹や枝での水輸送効率は、通導組織の水の通りやすさを定量化することで評価できる。水の通りやすさは、通導コンダクタンス K (hydraulic conductance, $\text{m}^3 \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$) で表され、幹・枝部での通水抵抗 R_{xy} の逆数である。

$$K = \frac{1}{R_{xy}} \quad (3-8)$$

今後は通水抵抗 R に代わって、通導コンダクタンス K を使うことにする。幹や枝の木部を通る水の流量 F ($\text{m}^3 \text{s}^{-1}$) は、式 3-9 で表すように、通導コンダクタンス K と流路の両端の圧力差 ΔP (MPa) の積で表される。

$$F = K \times \Delta P \quad (3-9)$$

通導コンダクタンス K は、道管・仮道管の数やサイズ、流路の長さ、木部面積などで決まる。

ここで、1本の通導組織を毛管とみなすと、毛管を通る水の流量 F は、毛管の半径 r (m)、長さ L (m)、水の粘性 η (MPa s)、水の流れを駆動する圧力差 ΔP (MPa) で決まる。この関係は、Hagen-Poiseuille の式で次のように表される。

$$F = \frac{\pi r^4}{8 \eta L} \times \Delta P \quad (3-10)$$

式 3-9 と式 3-10 から、一本の毛管の通導コンダクタンス K_i は式 3-11 のよ

うに定義される。

$$K_i = \frac{\pi r^4}{8 \eta L} \quad (3-11)$$

式 3-11 は、一本の管の通導コンダクタンスは、太くて水の粘性が小さいほど大きく、水が通りやすいことを示している。Hagen-Poiseuille の式 3-10 はさらに、次のことも示している。管を通る水の流速は半径の 4 乗に比例するので、半径が 2 倍になれば、16 倍の水を輸送することができる。したがって太い道管をもつことは、多量の水輸送に適しているといえることができる。また、同じ木部面積なら、細い道管を多数もつよりも、太い道管を少数もつほうが、より多くの水を輸送できることになる。

一本の幹または枝の通導コンダクタンス K は、理論上は式 3-11 から求めた毛管一本ずつの通導コンダクタンスを積算したもの ($\sum_1^n K_i$) に相当する。しかし実際の通導組織は理想的な毛管ではなく、道管ではせん孔の形状によっては抵抗が大きくなり、仮道管の場合には壁孔を介して水が移動するため、実際の通導コンダクタンスの値は理論値よりも小さな値となる。

実際のサンプルで、幹や枝の単位長当たりの水の通りやすさを評価するには、次の式から求める水分通導度 k_h (hydraulic conductivity, $\text{m}^4 \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$) を用いる。

$$F = k_h \times \frac{\Delta P}{x} \quad (3-12)$$

x (m) は幹や枝のサンプルの長さである。なお k_h の測定法については BOX 3 を参照してほしい。

比水分通導度 k_s (specific conductivity, $\text{m}^2 \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$) は、式 3-13 に示すように木部面積 A_{xy} (m^2) 当たりの水分通導度で、通導能力についての樹種間の比較に有用である。

$$k_s = k_h / A_{xy} \quad (3-13)$$

表3-1に示すように、針葉樹の仮道管は細く(直径 $30\mu\text{m}$ 以下)、比水分通導度、蒸散速度ともに小さい。これに対して、太い道管(直径 $100\sim 150\mu\text{m}$)をもつ環孔材樹種は、比水分通導度、蒸散速度ともに格段に大きい。太い道管をもつことで、水の通りやすさが増し、多量の蒸散を支えられることがわかる。なお、散孔材樹種や常緑硬葉樹は針葉樹と環孔材樹種の間にある。太い道管をもつことが、これほど通水効率が良いのなら、進化の結果、なぜ太い道管をもつ樹種だけが生き残らなかったのか、なぜ細い道管・仮道管をもつ樹種も同時に生存しているのだろうか。それは、太い道管をもつことは、安全性を減少させる危険をあわせもつ、ということで説明できる(Zimmermann 1983)。林冠の葉が水ストレスに陥らないためには、根から葉へ効率よく通水を行うだけでなく、通水が途切れないような安全性もあわせもたなければならない。木部の道管の一部が万一、食害などで損傷を受けて道管が機能しなくなった時、多数の道管をもっていれば、その一部が機能を失っても影響は少ないが、少数の道管しかもたなければ、通水機能が低下する割合はより大きくなるであろう。また特に太い道管をもつ環孔材樹種は、外側の最近1~2年分の道管しか機能していないので傷つきやすく被害は大きくなる。さらに、環孔材樹種は冬季の凍結によって道管内に空洞が形成されやすく通導を失いやすいという危険をもつが、これについては次の3.2で詳しく述べる。

根の表皮から吸収された水は、生きている数層の細胞を通して道管または仮道管に入る。この水の流れも水ポテンシャルの傾度に従って起こるが、二つの経路がある(図3-1)。一つは細胞壁や細胞間隙(アポプラスト)を通るもの、もう一つは細胞膜内に入り、原形質連絡でつながる細胞質を通る経路(シンプラスト)である。アポプラストの経路も内皮細胞・外皮細胞では、細胞壁が疎水性で水を通さないので、シンプラストを経由することになる。さらに、生体膜(細胞膜や液胞膜)を通る経路での、水輸送チャンネル(アクアポリン)を介しての細胞間の水輸送についても最近明らかにされている。根

表 3-1 異なる木部の形態をもつ植物の通導組織の直径, 比水分通導度, 蒸散速度の比較. Lambers et al. (1997)を一部改変

	通導組織の直径 μm	比水分通導度 $\times 10^{-4} \text{ m}^2 \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$	最大蒸散速度 mm s^{-1}
常緑針葉樹	<30	5-10	0.3-0.6
常緑硬葉樹	5-70	2-10	0.1-0.4
落葉広葉樹(散孔材樹種)	5-60	5-50	0.2-1.7
落葉広葉樹(環孔材樹種)	5-150	50-300	1.1-12.1
草本	—	30-60	3-17
木本性ツル植物	200-300	300-500	42

における抵抗 R , は, 水の移動距離は短い, 細胞膜の透過性に依存し, 大きい. 根から道管・仮道管に入った水は, 幹・枝の木部の通導組織を通して葉に輸送される. 以上のように, 木部での水移動が, 毛管内の水移動として物理的に近似できるのに対して, 根での水移動は生きた細胞を通る複雑な経路からなっており, その抵抗も大きい.

幹・枝の通導組織を通して葉の末端の小さな葉脈に達した水は, それを取り囲む維管束鞘細胞に出て, アポプラスト経由で葉肉細胞の細胞壁を移動し, 細胞壁の表面から蒸発して, 水蒸気として細胞間隙を飽和させ, 気孔から大気に拡散する (3.1(2), 図 3-1 参照).

3.2 水分通導阻害—キャビテーションとエンボリズム—

根から葉に至る水の流れは, 水分子の凝集力(約 100 MPa)によって, 通常は途切れることはない. しかし, 時に通導組織(道管・仮道管)内に空気が入って, 水の流れが阻害されることがある. 通導組織内に空気が入ることをキャビテーション, その結果, 通水が阻害される現象をエンボリズムと呼ぶ(池田 2002, 2004). 木部のキャビテーションについては, 1980 年代初めに Zimmermann (1983) によって理論化され, 1980 年代後半以降, キャビテーションとエンボリズムの発生の仕組みが解明されてきた (Tyree & Sperry

1989 など). 多様な植生の種々の樹木についての測定結果が蓄積されるにつれて, エンボリズムが樹木の営みや生態現象に重要な役割を果たしていることが明らかにされている(池田 2002, 2004). たとえば, エンボリズムが発生する季節や程度によっては, 樹木の成長が低下したり, 枯死に至ることもある. そこで, ここではまず, キャビテーションとエンボリズムの発生メカニズムについて述べた後に実例を紹介して, 日本の各植生帯の気候条件で, どの程度のエンボリズムが起きるのか, そのエンボリズムがどこまで各植生帯の樹種の分布と生活型を規定しているのかについて考えていくことにする.

(1) 発生メカニズム

エンボリズムを引き起こす主要因として, 次のように水ストレスと木部の凍結-融解の繰り返しによるものがある(図3-4). 樹木の萎凋病などの病気でもエンボリズムが起こることが知られている. 日本の広範なマツ林に大きな被害を与えているマツ材線虫病でも, マツノザイセンチュウに感染したマツの仮道管でキャビテーションが起こり, 水分通導が失われるために枯れることが明らかにされている(Ikeda & Kiyohara 1995, Ikeda 1996).

① 水ストレス

通導組織(道管・仮道管)どうしは, 壁孔と呼ばれる細胞壁を欠く部分が対になって接し, 壁孔膜に並ぶ細孔が水移動の経路となっている(BOX 3 図1参照). 壁孔を介して空気と水が接していても, 壁孔内の水の表面張力・毛管力によって, 水で満たされた道管内に空気が引き込まれることは通常はない. しかし, 水ストレスに陥って, 道管内の木部圧ポテンシャル Ψ_{xy} が低下してくると, 空気が引き込まれやすくなり, 壁孔膜の細孔から空気が侵入する(図3-4). これがキャビテーションで, 広がると道管内の水の流れは空気によってふさがれて水分の通導能力を失う(エンボリズム).

② 凍結-融解

道管・仮道管の水が凍ると, 気体の溶解度が低下するので, 水に溶けてい

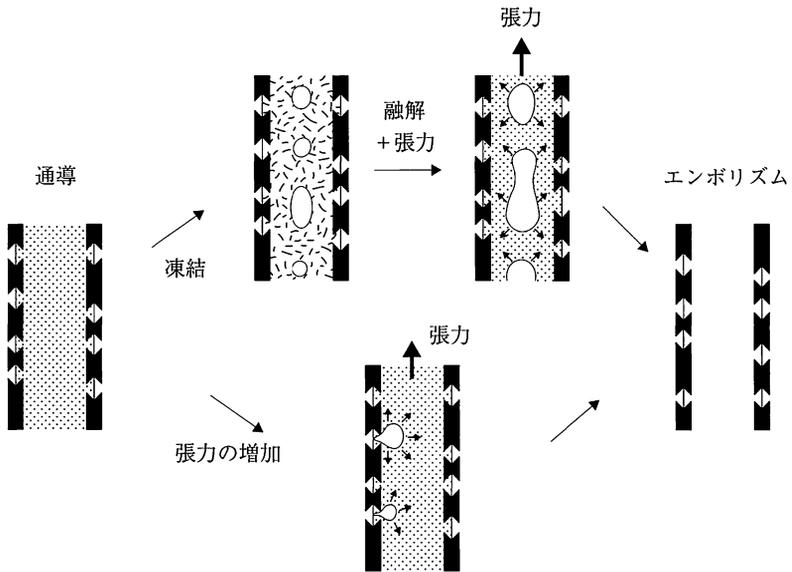


図 3-4 通導組織においてエンボリズムが発生するメカニズムを表す模式図. Sperry(1995)を一部改変.

た気体は気泡となって水中に封じ込められる(図 3-4)。氷が融解するとき、大気圧下では気泡は再び水に溶け込むが、木部(道管・仮道管)内に大きな張力がかかっていると、気泡が拡大してエンボリズムが発生しやすい。したがって水ストレスに陥って木部圧ポテンシャルが低下しているときに、凍結—融解が繰り返されると、エンボリズムが起りやすく、通水が阻害され、重度のエンボリズムとなることが多い。なお、2.4 において「すべての植物は細胞内の凍結には耐えられない」と述べたが、道管・仮道管はすでに死んだ細胞なので、道管・仮道管内の水の凍結自体によって損傷を受けることはない。

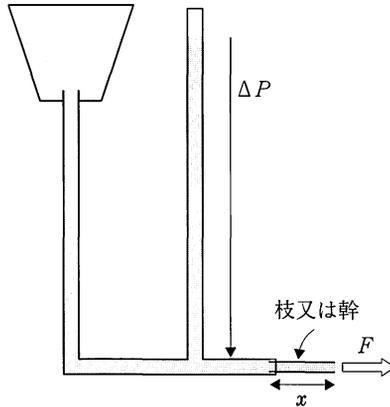
(2) キャビテーションに対する感受性

これら 2つの原因によるエンボリズムは、実験的に樹木の枝で発生させることができる。図 3-5 は、異なるタイプの木部をもつ樹種に対して、水スト

レスや凍結—融解処理を与えたときのキャビテーションの起こりやすさを示したものである (Sperry & Sullivan 1992). キャビテーションによる通導障害の程度は BOX 2 に示すように、通導消失率 PLC として表してある. アメリカ合衆国ユタ州北部の冷温帯と亜高山帯に自生する樹種で、落葉広葉樹で散孔材樹種のアメリカヤマナラシ (*Populus tremuloides*) とミズカンバ (*Betula occidentalis*), 環孔材樹種のガンベルナラ (*Quercus gambelii*), それにマツ科常緑針葉樹のアルプスモミ (*Abies lasiocarpa*) を用いている. 図 3-5 の○印で示すように、水ストレスが進行して、木部圧ポテンシャル Ψ_{xy} が低下すると、次第にキャビテーションが進んで、木部の通導消失率 PLC が増し、最終的に通導が完全に失われる (PLC=100%). この過程は、図 3-5 中の○印を結んだ曲線で表され、キャビテーションに対する感受性曲線 (vulnerability curve) と呼ばれる. 水ストレスによるキャビテーションは、4 種の中では、ミズカンバで最も起こりやすく、 Ψ_{xy} が $-1 \sim -2$ MPa で急速に通導が失われる (図 3-5C). 次いで感受性が高いのが、アルプスモミで -2 MPa を超えるとキャビテーションが進み、 $-3 \sim -4$ MPa で通導は消失する (図 3-5A). これらに対して、アメリカヤマナラシとガンベルナラはより低い Ψ_{xy} に達するまでエンボリズムは起こりにくく、ともに -4 MPa を超えても、わずかながら通導を維持することができる (図 3-5B, D). 図 3-5 の●印を結ぶ曲線が、水ストレスに凍結—融解処理を加えたときの感受性曲線である. 常緑針葉樹のアルプスモミだけは、凍結—融解処理を加えても変化がなく、2 つの感受性曲線は一致している (図 3-5A). これに対して、広葉樹 3 種は、凍結—融解処理によって感受性が高まり、より高い Ψ_{xy} でキャビテーションが進行する (図 3-5B, C, D). アメリカヤマナラシを例にとると、 Ψ_{xy} が -2 MPa のもとでは、水ストレスだけによる PLC は約 20% だが、凍結—融解処理を加えると PLC は約 80% まで増加し、この増加分が凍結—融解によって発生したエンボリズムである. 特に環孔材樹種のガンベルナラでは、 Ψ_{xy} が -0.2 MPa とほんの少しの負圧のもとでも、一回の凍結—融解

BOX 2

水分通導度と通導阻害率の測定



BOX 2 図1 水分通導度を測定するための簡易装置。チューブの先端に、サンプルとなる枝・幹(長さ x)を挿入し、水柱による圧力 ΔP を加える。その時に枝・幹を通して流出する水の流量 F を測定する。

幹や枝の水分通導度 k_h は、特別な測器を使わなくても容易に測定することができる。図1に示すように、サンプルの幹や枝の一方の端に一定の圧力を加えることで、水を流し、他方の端から出てくる水の流量を測定する。式3.12に流量 F 、加えた圧力 ΔP 、サンプルの長さ x を与え、水分通導度 k_h を求めることができる。エンボリズムの程度を表す通導消失率(PLC: percent loss of hydraulic conductivity)は次のように定義される。

$$PLC = \left(1 - \frac{k_h}{k_{h0}}\right) \times 100 \quad (1)$$

式1で k_h は採取したサンプルの水分通導度、 k_{h0} はエンボリズムから完全に回復させたサンプルの水分通導度である。サンプルのエンボリズムを回復させるには、圧力ポンプなどを用いてサンプルの木部に比較的

低い圧力(約 0.175 MPa)を加えて、エンボリズムの原因となっている通導組織内の気泡を溶解させる (Sperry et al. 1988).

処理によって、ほぼ完全に通導を失ってしまう(図3-5D). このようにガンベルナラは、凍結-融解によるエンボリズムに対して最も感受性が高いが、一方で水ストレスに対しては比較的強い。逆にアルプスモミは、水ストレスに対するエンボリズムには感受性が比較的高いが、凍結-融解によるエンボリズムは11回の繰り返しの後でも起こっていない(図3-5A).

このようなエンボリズムに対する感受性の樹種間の違いは、エンボリズムを引き起こすメカニズムと木部の構造との関連から説明することができる。針葉樹、散孔材樹種、環孔材樹種の間で最も顕著な木部構造の違いは、通導組織の直径が異なることである(図3-6). 晩材部では、それほど直径に差はないが、早材部では、特に環孔材樹種の道管直径が著しく大きい。図3-5の実験に用いられた樹種の通導組織の直径の頻度分布が図3-7に示してある。針葉樹アルプスモミは、直径 $20\ \mu\text{m}$ 以下の細い仮導管しかもっていないが、広葉樹の3種では、直径 $20\ \mu\text{m}$ 以下の細い道管(晩材)に加えて、直径 $20\ \mu\text{m}$ 以上の太い道管(早材)をあわせもつ。散孔材樹種のアメリカヤマナラシやミズカンバの早材では、直径 $50\ \mu\text{m}$ 程度までの太さであるが、環孔材樹種のガンベルナラでは直径 $110\ \mu\text{m}$ ほどまでの太い道管をもつ。図3-7はさらに、散孔材樹種と環孔材樹種では、晩材部の直径 $20\ \mu\text{m}$ 以下の細い道管は通水にほとんど寄与しておらず、早材部の太い道管が、数は少なくとも実際の通水を担っていることを示している。したがって、これら広葉樹の太い道管でエンボリズムが起これると、通導が大幅に阻害されることが予想される。実際に、太い道管ほど、凍結-融解の繰り返しによるエンボリズムは起こりやすい(BOX 3 参照)。図3-8Aは、通導組織のサイズとキャビテーションに対する感受性の関係を図3-5と図3-7の結果を用いてプロットしたもので、図3-8Bは比水分通導度 k_s に対する関係として表したものである。凍結-融解

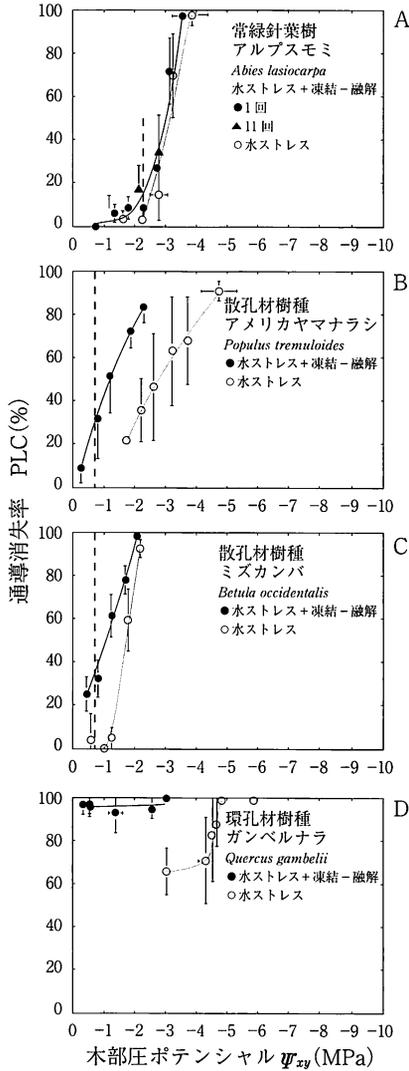


図3-5 針葉樹、散孔材樹種、環孔材樹種のキャピテーション感受性。木部圧ポテンシャル Ψ_{xy} の低下に対する通導消失率 PLC の増加パターンの違いを示している。●：水ストレスのみ，○：水ストレスに加えて凍結-融解処理を行ったもの。図中の縦の破線は、各樹種の冬季の木部圧ポテンシャル Ψ_{xy} の最低値を示す。Sperry & Sullivan (1992) を一部改変。

BOX 3

キャビテーションを起こす木部圧ポテンシャルの臨界値

水ストレス、凍結—融解そのいずれの原因によるキャビテーションでも、木部圧ポテンシャル Ψ_{xy} があるレベルよりも低下したときに起こる。そこで各々のキャビテーションの発生メカニズムをもとに、その臨界値を求めてみよう。

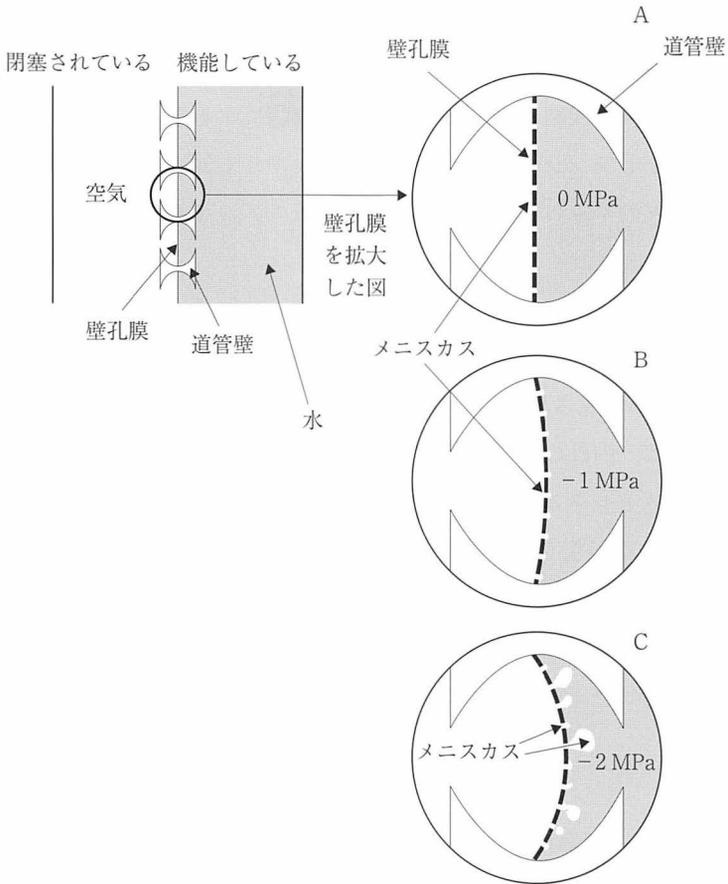
① 水ストレス

図1は、空気と水が壁孔膜の細孔内で接して、空気—水の境界面(メニスカス)が形成されている様子である。道管内の水に張力がかかっていなければ、内外の圧力差 $\Delta P=0$ で、メニスカスは平坦である(図1A)。蒸散や水ストレスにより道管内が負圧となると、 $\Delta P>0$ となり道管の内外に圧力差が生じる。式1において圧力差 ΔP に応じて、空気—水の境界面は曲率半径 r_m (m) のメニスカスを形成し、メニスカスは毛管力(表面張力)によって保持されるので、空気がただちに水中に引き込まれることはない(図1B)。

$$\Delta P = P_a - P_x = \frac{2\tau}{r_m} \quad (1)$$

ここで、 P_a は大気圧(MPa)、 P_x は道管内の圧力(MPa、木部圧ポテンシャル Ψ_{xy} に相当する)、 r_m はメニスカスの曲率半径(m)、 τ は水の表面張力(7.2×10^{-8} MPa m, 25°C)である。

蒸散や水ストレスが増大し、道管内の圧力 P_x がさらに低下すると、圧力差 ΔP は増大し、メニスカスの曲率半径 r_m はより小さくなる(式1)。メニスカスの曲率半径 r_m が細孔半径 r_b よりも小さくなったときに、メニスカスは道管水側に引き込まれ、空気が道管内に侵入する(図1C)。このときの道管内の圧力 P_x (木部圧ポテンシャル Ψ_{xy}) が、キャビテーションを引き起こす臨界値(critical Ψ_{xy}) である。細孔半径が小さいほど、木部圧ポテンシャルの臨界値 Ψ_{xy} は低くなる(絶対値は大きくなる)。細



BOX 3 図1 水ストレスによるキャビテーションの発生メカニズムを示した模式図。すでに空気で閉塞している道管と水で満たされて機能している道管が隣接している。A：隣接する道管の間に圧力差がないとき ($\Delta P=0$)、メニスカスは平坦である、B：水ストレスが増して道管水に張力がかかると壁孔の細孔を介して圧力差ができる。 $\Delta P=1$ MPa では、メニスカスは半径 $0.14 \mu\text{m}$ の曲率をもつが、最大の細孔でもこれより小さく、細孔を通過することはない、C：圧力差がさらに増加するとメニスカスは次第に引き込まれていき、 $\Delta P=2$ MPa では曲率半径が $0.07 \mu\text{m}$ となり、直径 $0.14 \mu\text{m}$ 以下の小さな細孔を通ることができるようになり、水で満たされた道管内に空気が引き込まれる。Tyree & Zimmermann (2002)を一部改変。

孔半径は、樹種や部位によって異なるが、 $0.05 \sim 0.1 \mu\text{m}$ の範囲にある。そこで例として、細孔半径 $0.05 \mu\text{m}$ と $0.1 \mu\text{m}$ の場合について、キャビテーションを引き起こす臨界値を式1から計算してみよう。大気圧 P_a を 0.1MPa とすると、細孔半径 $0.05 \mu\text{m}$ と $0.1 \mu\text{m}$ とでは、それぞれ木部圧ポテンシャル -2.87MPa 、 -1.43MPa でキャビテーションが発生することになる。このことは、細孔半径が大きいほど、わずかな水ストレスでキャビテーションが発生しやすいこと、小さいほどキャビテーションが起りにくく通導を維持できることを示している。

② 凍結—融解

通導組織(道管・仮道管)内の水が凍結するときできた気泡は、氷が融解するとき一定以上の大きな張力がかかると、その気泡はさらに拡大して道管・仮道管の中に広がり、キャビテーションを引き起こすことがある。気泡が拡大するときの張力の臨界値 T_{crit} (MPa) は気泡の半径 r (m) に反比例し、式2で表される。

$$T_{crit} = \frac{2\tau}{r} \quad (2)$$

式2から、気泡が大きいほど T_{crit} は小さく、わずかな張力が働いてもキャビテーションが発生することがわかる。すなわち、水ストレスの程度がわずかで、木部圧ポテンシャル Ψ_{xy} がそれほど下がらず、通導組織内の水にかかる張力が小さくても、大きな気泡があるとキャビテーションが起りやすいということである。通導組織のサイズが大きいほど、その中の水に溶けている空気の量が多いので、凍結するとき大きな気泡をつくりやすい。そのために通導組織のサイズが大きいほど、凍結—融解によるキャビテーションは起りやすいのである。通導組織のサイズとは、道管・仮道管の直径と長さで決まる。直径と長さは、多くの場合で比例するので、ここでは直径に注目して論じることとする。

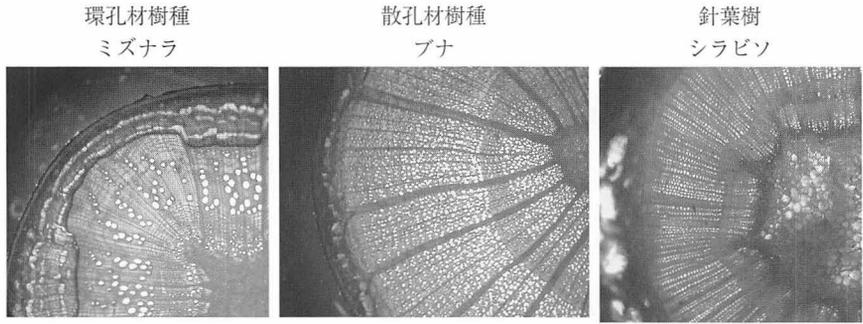


図3-6 環孔材樹種(ミズナラ), 散孔材樹種(ブナ), 針葉樹(シラビソ)の木部。いずれも2年分の年輪をもつ1年枝。スケールバーは1 mm。それぞれの樹種間での道管直径の違いが示されている。小宮英之撮影

によるエンボリズムは、大きな通導組織をもち高い通導能力をもつ樹種ほど、より低い張力 T (高い木部圧ポテンシャル Ψ_{xy}) で発生する (感受性が高い) ことが示されている。環孔材樹種は著しく太い道管をもつために、凍結-融解によるエンボリズムが特に発生しやすい (BOX 4 参照)。これに対して、針葉樹の仮道管は細く、凍結時に小さな気泡しかできないので、融解時にエンボリズムが起こりにくいのである。一方、水ストレスによるエンボリズムでは、通導組織のサイズや k_s とキャビテーション感受性との間に相関はみられない。水ストレスによるキャビテーション感受性は、壁孔膜の細孔の大きさによって決まるが (BOX 3 参照)、細孔の大きさと通導組織のサイズまたは k_s とは無関係だからである。このように、水ストレスと凍結-融解によるエンボリズムは、発生メカニズムが異なるために、ガンベルナラとアルプスモミの例で述べたように、樹種によっては、両者に対する感受性が相反することもある (図3-5)。

(3) 冬季に樹木のエンボリズムはどの程度に達しているか？

これらの実験に用いた樹木が、実際に冬季の野外で、どの程度のエンボリズムに陥っているかを示したのが図3-9である。落葉広葉樹3種は、いずれ

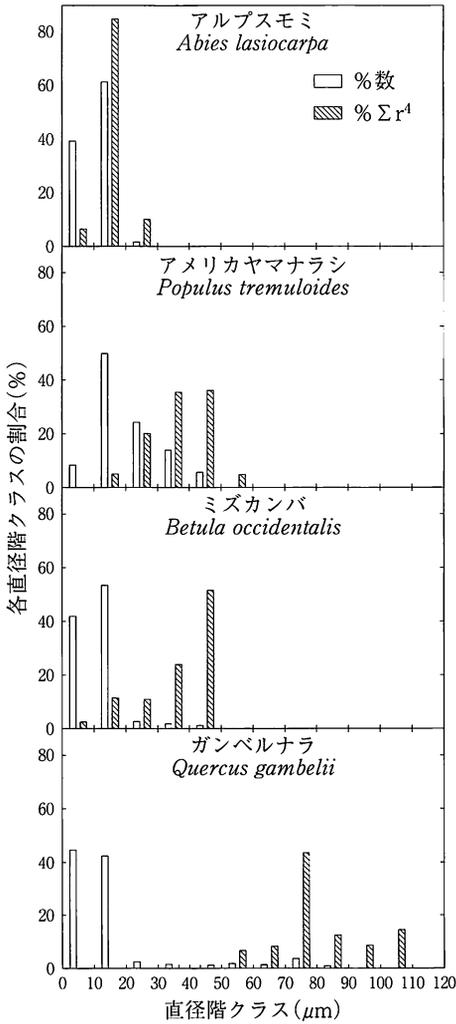


図3-7 針葉樹，散孔材樹種，環孔材樹種の通導組織の直径階分布。白抜きのカラムは，直径10 μm 毎のクラスに含まれる通導組織の数の割合。斜線のカラムは，10 μm 毎のクラスに含まれる通導組織の相対的な通導能力。Hagen-Poiseuilleの式に基づき，各サイズクラスの通導組織の半径の4乗(r⁴)を合計した値の割合で表している。Sperry & Sullivan(1992)を一部改変。

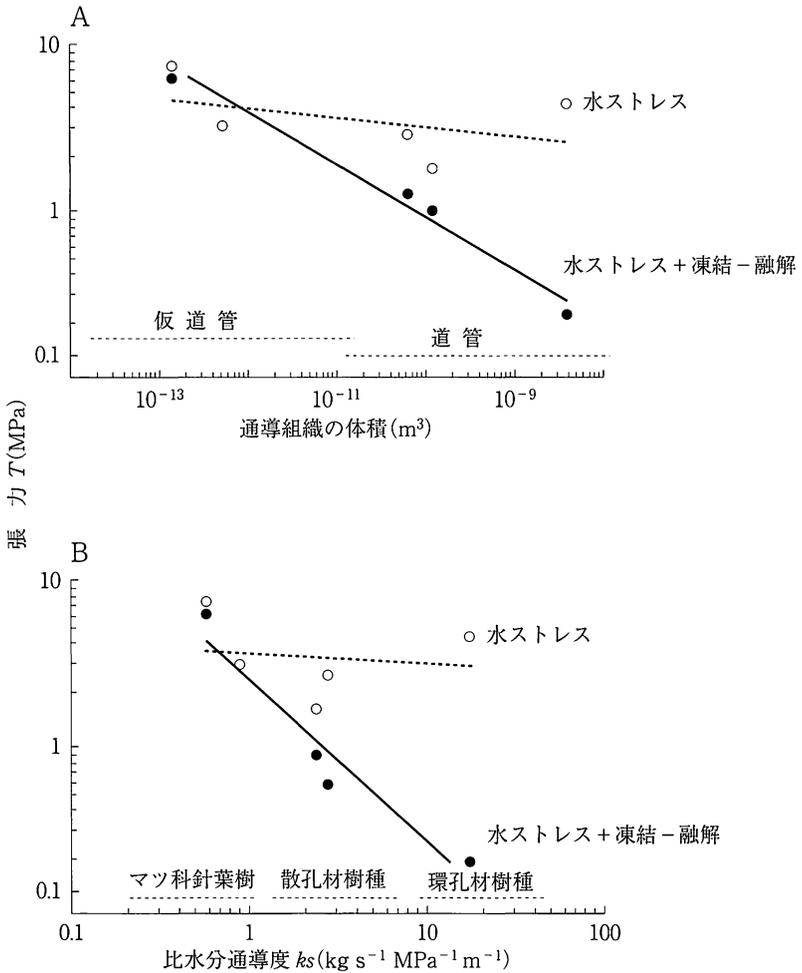


図3-8 通導能力とキャビテーション感受性との間のトレードオフの関係。A：通導組織の体積と50%エンボリズムを引き起こす張力 T 。張力 T は、図3-5で木部圧ポテンシャル Ψ_{xy} として表したものの負号をとった値に相当する。この値が小さいほどエンボリズム感受性は高いことを示す。B：比水分通導度と50%エンボリズムを引き起こす張力 T 。図中の○●印は図3-5におけるの各樹種の50%PLCに相当する張力 T をプロットしたものである。Sperry & Sullivan (1992)を一部改変。

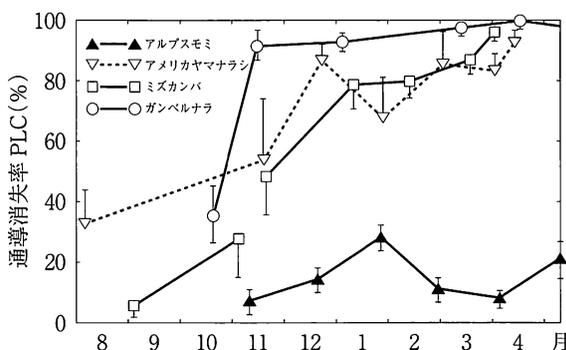


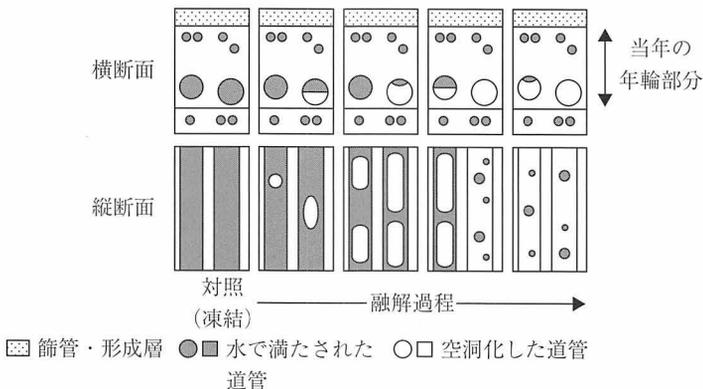
図3-9 アメリカ合衆国ユタ州北部の冷温帯・亜高山帯で越冬する樹種の通導消失率 PLC の季節変化。図3-5でキャピテーション感受性の測定を行った樹種について、それぞれの自生地での PLC を測定したもの。平均値に 95% 信頼限界をつけて示してある。Sperry & Sullivan(1992)を一部改変。

も冬季に通導消失率 PLC は 90% 以上に達し、エンボリズムが発達してほとんど通導を失っている。特にガンベルナラでは、11月初旬に気温が -6°C 以下に下がり、一回目の凍結-融解が起こっただけで、PLC が 34% から 92% まで急上昇している。環孔材をもつガンベルナラでは、水ストレスがほとんどなくても、一回の凍結-融解だけで 90% 以上のエンボリズムが発生した実験(図3-5D)と一致する。これに対して、アメリカヤマナラシとミズカンバでは3月下旬まで徐々に PLC が増加し、エンボリズムが段階的に進行していった。落葉しているアメリカヤマナラシとミズカンバの冬季の Ψ_{xy} の最低値は、 $-0.5 \sim -1 \text{ MPa}$ の範囲にあり(図3-5B, C)、この程度の Ψ_{xy} のもとでは、一回凍結-融解が起こるたびに、PLC 40~50% 近くのエンボリズムが発生することが予測される。これが繰り返されてエンボリズムが蓄積し、3月末までに PLC 90% 以上のエンボリズムになったものと考えられる(BOX 4 参照)。一方、常緑針葉樹のアルプスモミは冬中を通じてエンボリズムは PLC 30% 以下と、落葉広葉樹と比べると低いレベルに保たれていた(図3-9)。冬季、アルプスモミでは常緑葉からのクチクラ蒸散が続くために、

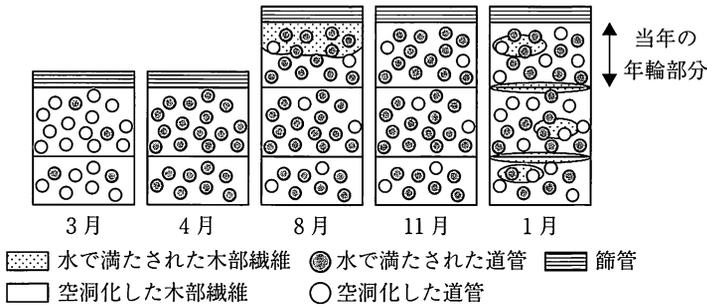
BOX 4

エンボリズムの可視化

木部の水分通導度を測定することによって、冷温帯落葉広葉樹で冬季に凍結—融解の繰り返しによるエンボリズムが起きていることが推察されたが(3.2参照)，このことは凍結走査電顕(cryo-SEM)を用いて、実際に道管内の水の有無を可視化することで裏づけられている(Utsumi et al. 1998, 1999)．環孔材樹種のヤチダモ(*Fraxinus mandshurica* var. *japonica*)では、一回でも凍結した道管内の水が融解する際に、時間の経過とともに道管内が空気によって置き換えられていく様子が画像で明らかにされている(図1)．一方、散孔材樹種のシラカバ(*Betula platyphylla* var. *japonica*)とオノエヤナギ(*Salix sachalinensis*)では、凍結—融解が繰り返される期間の11月～3月を通じて、徐々に空気で閉塞された道管が増えていく様子が画像としてとらえられている(図2)．これらは通導度の測定による通導消失率 PLC の変化(3.2参照)と一致するものである．



BOX 4 図1 環孔材樹種・ヤチダモ(*Fraxinus mandshurica* var. *japonica*)の早材部の太い道管が凍結後に融解する際、時間の経過とともにキャピテーションが進行していく様子を凍結走査電顕によって可視化した結果の模式図。Utsumi et al. (1999)を一部改変。



BOX 4 図2 散孔材樹種・シラカバ (*Betula platyphylla* var. *japonica*) の道管と木部繊維における水の分布の季節変化を凍結走査電顕によって可視化した結果の模式図. 11月から1月, 3月にかけて空洞化した道管が増加していくが, 4月にはすべての道管が水で満たされる. Utsumi et al. (1998)を一部改変.

冬季の Ψ_{xy} は落葉広葉樹よりも低く、最低値は -2.3 MPa まで下がり、図 3-5A の感受性曲線からは 20% 程度のエンボリズムが発生すると予想される。このように野外の測定値(図 3-9)と感受性曲線による予測値(図 3-5A)がほぼ一致したことから、常緑針葉樹アルプスモミでは、冬季に凍結-融解によるエンボリズムは起こらないが、水ストレスによる軽度のエンボリズムが起きているということが出来る。

以上の Sperry & Sullivan (1992) の研究は、落葉広葉樹と常緑針葉樹で、冬季に凍結する地域で起きるエンボリズムの程度と発生メカニズムについて明らかにした先駆的なものであり、その後のエンボリズム研究への道を開いたものといつてよい。

3.3 水分通導におけるトレードオフの関係

通導組織の通導能力と、凍結-融解によるエンボリズムに対する抵抗力とはトレードオフの関係にある(図 3-8B)。通導組織の直径が大きければ、通

導コンダクタンスが高まり多量の水を供給できるので、気孔を開いて高い蒸散・光合成速度を維持できるが、凍結-融解によるエンボリズムは起こりやすくなる。したがって、年間を通じて凍結することのない温暖な熱帯・亜熱帯域では、通導組織の直径が大きいことは、高い蒸散を維持でき、光合成・成長を高め、他種との競争に勝って生き残るための有利な条件である。一方、小さい直径の通導組織は通水能力は低いが、凍結-融解によるエンボリズムは起こりにくく、寒冷な高緯度・高標高域に適応的な特性である。実際に緯度・標高が高くなるほど通導組織の直径は減少する傾向があり、特に亜寒帯・亜高山帯で優占できるのは、小さいサイズの仮導管をもつマツ科針葉樹だけである。高い通導能力をもつ樹種は、これらの地域では常緑葉をもつことはできない。また、木性のツル植物は太い道管をもち、木部の強度がなくとも高木に巻きついて通水することが可能だが、高緯度地方には分布していない。

このようなトレードオフの関係が、前に述べた(1.3参照)第三紀後半以降の北半球中・高緯度地域における寒冷化と植物の進化・分布に影響しているに違いない。第三紀後半以降、寒冷化した冷温帯以北に分布を広げることができた高木は、落葉広葉樹とマツ科針葉樹だけである。これらの樹種は、次のような2つのストラテジーによって、冷温帯以北の長く続く冬の凍結期間に対処している。①落葉広葉樹：冬の間には道管内で凍結-融解の繰り返しによって重度のエンボリズムが起きるが、落葉することで、水分供給の必要性がなく、エンボリズムをやり過ごすことができる、②マツ科針葉樹：ミ属やトウヒ属のように常緑葉をもっているが、細い仮導管をもつことで凍結-融解によるエンボリズムを回避できる。

常緑広葉樹の高木が、冷温帯以北に分布しないのは、冬に発生するエンボリズムによって、水分供給が停止し、常緑葉を維持できないことが一因である可能性がある。常緑広葉樹でも低木は、冷温帯や亜高山帯に分布しているが、積雪に保護されることや、低木の道管は細いためエンボリズムを回避で

きるためであろう(3.4参照). 次節以降では, これらの可能性を検証している.

3.4 暖温帯常緑広葉樹(照葉樹)と乾燥ストレス

先に述べたように(3.2参照), 凍結-融解によるエンボリズムに対する樹種ごとの感受性は, 主に木部の構造に由来し, 冬季に氷点下に下がる温帯以北の樹木は, それぞれのエンボリズムの程度に応じて, 分布域, 生活型, フェノロジーが規定されているといえる. そこで, この節以降では各植生帯を代表する照葉樹, 冷温帯落葉広葉樹, 亜寒帯・亜高山帯針葉樹について, 冬季に受けるエンボリズムと, その結果生じる水ストレスについて実際の研究例を紹介し, 冬季のエンボリズムによる水ストレスが, どのように生活型やフェノロジーと関わって分布域を制限しているのかについて考えていこう.

(1) 冬の乾燥

日本の森林はアジア・モンスーンのもとで, 夏季には十分な降水量があるために, 痩せた尾根や風衝地など特殊な地形を除いては, 一般に乾燥ストレスが樹木に深刻な影響を与えることはない. 一方, 本州に自生する照葉樹は, 暖温帯常緑広葉樹林帯の北限に近く, 冬季の寒さと乾燥が分布を制限している可能性が高い. 冬季は土壤温度が低下するために吸水が困難となり, 樹木にとっては乾燥した土壤に等しくなる. 低温下では, 土壤から根への水輸送速度や根の水輸送チャンネルの通導性が低下し, 吸水能力が低下するためである. また, 低温下では水の粘性が高まり通導組織内の通導コンダクタンスも低下する(式3-11参照). そのため, 常緑葉からは, 冬も蒸散によって水分が失われるが, 低温下では夏季のような十分な水分供給は受けることができず, 水収支の不均衡によって水ストレスに陥りやすい. 特に太平洋側では冬の気圧配置のもとで, 晴れて寒く乾燥した日が続くので, 葉の含水量が

低下しがちとなる(図3-10口絵参照)。静岡県などで柑橘類やチャノキは、冬季の地温が4~5°Cまで低下したときに強風が吹くと、常緑葉の落葉が促進されることが知られ、寒風害と呼ばれている。これは低温で吸水と通導能力が低下する一方で、強風により蒸散が増大し、葉の含水量が著しく低下したことによるといわれている。

暖温帯から冷温帯への移行域では、冬季に土壌が凍結し、完全に吸水が止まるので、常緑の樹木の水ストレスは一段と厳しくなる。特に北斜面では、夜間の凍結が日中も融けないので、2~3か月にわたって土壌凍結が続くこともある。関東地方では茨城県の筑波山(850 m)付近がちょうどこの移行域にあたる。南斜面では照葉樹林は標高約600 mまで分布し、それより上部でブナ(*Fagus crenata*)などの冷温帯落葉広葉樹林に移行する。一方、北斜面では、低い標高域でも土壌凍結が広がり、落葉広葉樹林の林床低木以外の照葉樹はほとんど生育していない。冬季に長期にわたって土壌凍結が続く地域では、林冠木となる照葉樹は、水分収支の不均衡から生存・成長が難しいと考えられる。

(2) 凍結—融解によるエンボリズム

冬に気温が氷点下になる照葉樹の北限近くでは、エンボリズムの影響も考慮する必要がある。冬季、常緑樹は葉からの蒸散によって、落葉樹よりも木部圧ポテンシャルが下がり水ストレスに陥りやすく、凍結—融解によるエンボリズムも起こりやすい。そして、エンボリズムによって葉への水分供給が絶たれ、その期間が長引くと、常緑葉の乾燥枯死の危険が高まり、深刻な被害を受ける可能性がある。Taneda & Tatenno(2005)は凍結—融解によるエンボリズムが、照葉樹の北限の分布に対してどの程度、制限要因として作用しているかについて検証実験を行った。実験を行った栃木県日光市(標高647 m)は、暖温帯と冷温帯の境界を少し越えた冷温帯に位置し、照葉樹は自生していない。植物園内に植栽されている照葉樹(ヤブツバキ *Camellia*

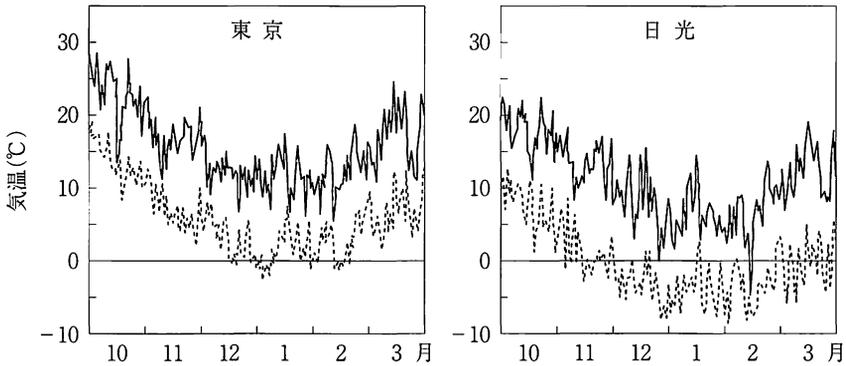


図3-11 常緑樹について冬季のエンボリズムの測定を行った2001～2002年冬季の東京と日光の気温。実線は最高気温，破線は最低気温。Taneda & Tateno (2005)。

japonica, イヌツゲ *Irex crenata*, シラカシ *Quercus myrsinaefolia*, クスノキ *Cinnamomum camphora*) と常緑針葉樹 (ウラジロモミ *Abies homolepis*, シラビソ *Abies veitchii*) を用いて, 東京の小石川植物園に植えられているものを対照として比較を行った。実験を行った2001～2002年冬に, 日光の最低気温は -8.3°C まで低下したが(図3-11), これら照葉樹の耐凍性の限界温度 $-12\sim-16^{\circ}\text{C}$ には至らなかった。照葉樹の木部内の水分は, -4.2°C 付近で凍結することが確認された。そこで, 12月から3月初旬にかけての3か月間は, 夜間は木部内の水が凍結し, 日中は融解することが繰り返されたとみられ(図3-11), この期間中に凍結-融解が42回繰り返されたと見積もられる。一方, 東京では1月初旬に気温が -2.5°C まで下がっただけで, 冬季を通じて木部内の水の凍結-融解は起こらなかったとみられる。10月には日光でも, まだ凍結は起きておらず導管消失率PLCは各樹種ともに20%以下で, 東京の対照と同じであった(図3-12)。東京では冬季もPLCは低く保たれたが, 日光では1～2月には照葉樹4種のPLCが増加し, 特にシラカシとクスノキの増加が著しく, 木部のエンボリズムが進んだことを示している。クスノキは1月, シラカシは2月にPLCが85%に達した後, 葉が茶色になって枯れた。このときのシュートの夜明け前の木部圧ポテンシャ

ル Ψ_{xy} は -2 MPa まで低下しており、凍結-融解の繰り返しによって起こったエンボリズムのために、水供給が絶たれて葉の水ストレスが進み、乾燥枯死したものとみられる。これに対して、ヤブツバキとイヌツゲは2月になっても40~60%程度のPLCで、水収支は保たれ、気孔を開き、わずかながら光合成も行っていた。PLCが40~60%程度の水分供給があれば、冬季の常緑葉の生理活性を維持できる水分供給が保たれることがわかる。このように、日光では凍結-融解によるエンボリズムの程度には、樹種による違いがみられたが、それは通導組織のサイズと関連している(図3-13)。クスノキとシラカシの道管は太く、平均直径は35~45 μm で、葉が枯れるほどのエンボリズム(PLC 85%)が起きた。一方、ツバキとイヌツゲの道管はそれより細く、平均直径は20~25 μm で、それほどのエンボリズムは起きなかった(PLC 40~50%)。常緑針葉樹のモミ属2種ではさらに細く、平均仮道管直径は約13 μm で、2月のエンボリズムはPLC 10~20%と10月から変化はなく、凍結-融解が繰り返されてもエンボリズムは進行しなかったことがわかる。このように、冬季に凍結-融解が繰り返される地域で起きるエンボリズムの程度、そしてその結果として常緑葉を維持できるかどうかは、通導組織のサイズに依存しているということが出来る(BOX 3 参照)。

Davis et al. (1999)は様々な生活型の樹種で(表3-2)、通導組織(道管・仮道管)の直径と凍結-融解によるエンボリズムの程度との間に、Taneda & Tateno (2005)と同様の関係を見出している(図3-14)。それによると、通導組織の平均直径が30 μm 以下の樹種ではほとんどエンボリズムは起こらないが、40 μm 以上の樹種では凍結-融解によるエンボリズムの程度は急激に増加する。どうやら、平均直径30~40 μm が、融解時にキャビテーションを引き起こすような気泡ができるかどうかの、臨界値であるように見受けられる。

クスノキとシラカシは照葉樹林の林冠木であるが、イヌツゲは低木、ヤブツバキは高木で樹高5~6 m まで育つものの林冠木となることは一般に少な

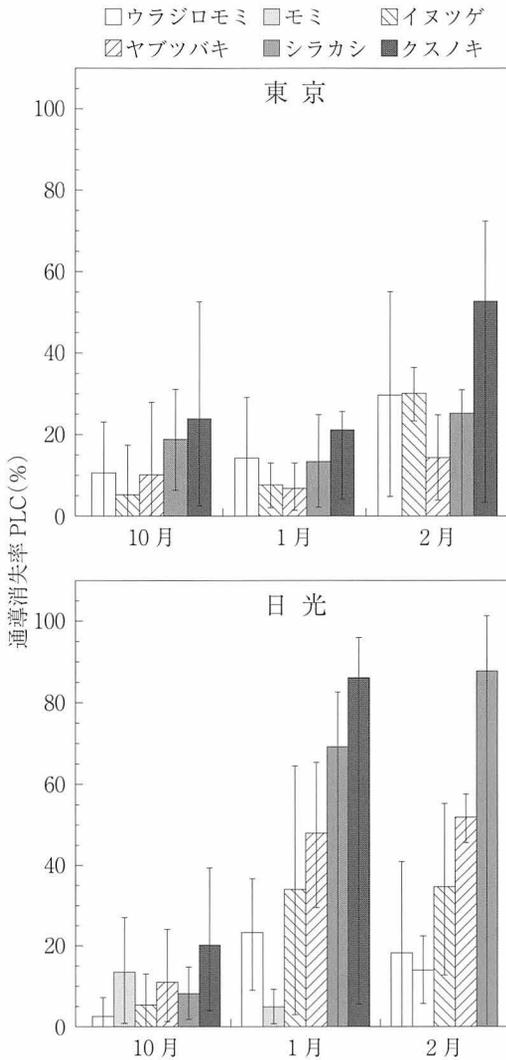


図 3-12 東京と日光における常緑樹の10月から2月にかけての通導消失率 PLC の変化. 日光のクスノキは1月末までに葉が枯れてしまったので, 2月のデータはない. 平均値に標準偏差をつけて示す. Taneda & Tateno (2005) を一部改変.

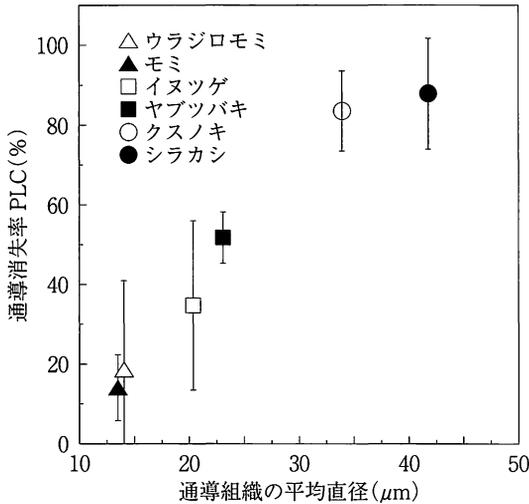


図 3-13 日光における常緑樹の通導組織の平均直径と冬季(2月)の通導消失率 PLC との関係。通導組織の平均直径は、Hagen-Poiseuille の式に基づき、通導効率で重みづけし、 $(\sum r^5 / \sum r^4)$ として表したもの。平均値に標準偏差をつけて示す。Taneda & Tateno (2005) を一部改変。

い。照葉樹林で林冠木として成長するためには、高さ 15~20 m 以上の林冠で、葉の水ポテンシャルを高く保ち、活発な光合成を行う必要があり、おそらく平均直径 30~40 μm 以上の通導効率のよい太い道管を必要とし、その代償として凍結-融解によるエンボリズムが起こりやすくなるといえるだろう。それに対し、低木は通導効率の低い 30 μm 以下の細い道管をもつことで葉が十分な水分供給を受けることができないが、光合成レベルが低くても、十分に生存・成長が可能で、凍結-融解によるエンボリズムへの耐性があると考えられる。したがって少なくとも照葉樹林の林冠を構成する高木樹種では、凍結-融解によるエンボリズムが分布の北限や上限を制限している可能性は高い。

表 3-2 通導消失率 PLC の測定(図 3-14)に用いられた樹種の特性.
Davis et al. (1999)を一部改変.

略号	樹種名	属	生活型	木部のタイプ
Al	<i>Abies lasiocarpa</i>	モミ属	常緑・高木	仮道管
Ek	<i>Euonymus kiautschovicu</i>	ニシキギ属	常緑・低木	散孔材
Ag	<i>Acer grandidentatum</i>	カエデ属	落葉・高木	散孔材
Pv	<i>Prunus virginiana</i>	サクラ属	落葉・高木	散孔材
Ai	<i>Alnus incana</i>	ハンノキ属	落葉・低木	散孔材
Bo	<i>Betula occidentalis</i>	カバノキ属	落葉・高木	散孔材
An	<i>Acer negundo</i>	カエデ属	落葉・高木	散孔材
Cs	<i>Cornus sericea</i>	ミズキ属	落葉・低木	散孔材
Hh	<i>Hedera helix</i>	キツタ属	常緑・ツル	ツル
Ra	<i>Rhus aromatica</i>	ウルシ属	落葉・低木	環孔材
Ea	<i>Eleagnus angustifolia</i>	ホルトノキ属	落葉・高木	環孔材
Qg	<i>Quercus gambelii</i>	コナラ属	落葉・高木	環孔材

(3) 低木の常緑広葉樹

低木の常緑広葉樹は、冷温帯林や亜高山・亜寒帯林にも、種数は少ないながらも自生している。低木が分布できる理由として、①低木は雪の保護を受けて、冬季の乾燥を回避することができる、②低木は通導組織が細く、凍結-融解によるエンボリズムが起きにくいことが考えられる。北陸・東北地方の日本海側の山地は世界でも有数の多雪地域であり、ユキツバキ (*Camellia rusticana*)、ヒメアオキ (*Aucuba japonica* var. *borealis*)、ハイヌツゲ (*Irex crenata* var. *paludosa*) など、太平洋側に分布をもつ低木の近縁種が多雪環境に適応した形質をもって日本海側の落葉広葉樹林の林床に分布している。これらは冬季には積雪に覆われて乾燥から守られており、水ストレスやエンボリズムの危険もない。そのため、太平洋側に分布する近縁種に比べると、冬季の乾燥耐性をもつ必要がない。おそらく、これらの常緑低木は積雪の保護があることで、この地域に生存・分布できるものと考えられる。実際、多雪地のみに分布するユキツバキは、12月中旬に雪の中から掘り起こして雪の外に出しておく、急速に葉の水ポテンシャルが低下し、

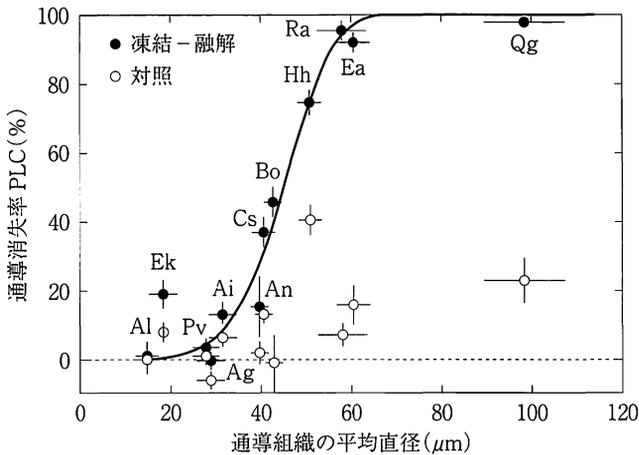


図 3-14 アメリカ合衆国・ユタ州における様々な生活型の樹木の通導組織の平均直径と凍結-融解処理によって引き起こされた通導消失率 PLC (●) の関係。○は凍結-融解処理を行っていない対照値。凍結-融解処理は木部に一定の負圧をかけて行い、対照も木部に一定の負圧を 5 分間かけて測定している。通導組織の平均直径は図 3-13 と同じように表してある。図中の略号で示した種名や生活型については表 3-2 にまとめてある。平均値に標準誤差をつけて示す。Davis et al. (1999) を一部改変。

葉は枯れてしまうという (Kume & Tanaka 1996)。ユキツバキは寡雪地域に分布するヤブツバキ (*Camellia japonica*) に比べて気孔コンダクタンスが高い (気孔が開いている)。これは、多雪地域で 4 か月もの間、雪に埋まることによる生産量の減少を補うのに有用な特性である。しかし、冬季の高い気孔コンダクタンスは、葉からの蒸散による水分消失を増大させ、低温条件下で吸水能力が低下した状態では水分供給が追いつかないのである。

一方、太平洋側の冷温帯林にはアセビ (*Pieris japonica*) やソヨゴ (*Irex pedunculosa*) などが、亜高山帯にはハクサンシャクナゲ (*Rhododendron brachycarpum*) などの常緑低木が自生している。これらの常緑低木は冬の間、ほとんど積雪に覆われることなく、土壤凍結した乾燥条件下で越冬しているが、道管が細く凍結-融解によるエンボリズムが起こりにくいと考えられる。

シャクナゲはアメリカ合衆国東部でも、カエデ属(*Acer*)やコナラ属(*Quercus*)からなる冷温帯落葉広葉樹林の林床に広く自生している。バージニア州(37°N)での研究では、林床に生育しているローズベイシャクナゲ(*Rhododendron maximum*)の道管直径は平均19.7 μm 、最大でも30 μm 以下と細く、冬季には約66回の凍結-融解を経験しても、通導消失率PLCは10%以下で、エンボリズムはほとんど起こらなかった(Lipp & Nilcen 1997)。ただしギャップ内では、明るい環境条件に順化して平均道管直径は23.3 μm と少し大きくなり、直径30~40 μm の太い道管も含まれて、2月のPLCが30%まで増加したものの、深刻な水ストレスには至らなかった。このように常緑低木の道管は一般に細く、凍結-融解によるエンボリズムを回避できるので、冷温帯でも常緑葉を維持できると考えられる。Davis et al. (1999)の結果でも、常緑低木のニシキギ(*Euonymus kiautschovicus*)の平均道管直径は小さく、エンボリズムの程度も低かった(図3-14)。なお、山地の崖地や岩場に自生している常緑広葉樹のヤマグルマ(*Trochodendron aralioides*)は樹高20 mほどの高木となることもできる。ヤマグルマは、道管を持たず細い仮道管により水輸送を行っているため、凍結-融解によるエンボリズムが起りにくく、常緑葉をもっている寒冷地に分布できるのではないだろうか。ただし分布地は痩せた尾根や断崖にはほぼ限られており(図3-15口絵参照)、通導効率の低い仮道管をもつために光合成・成長が劣り、好適な立地から排除されて分布していると考えられる。

常緑広葉樹についてのエンボリズムの測定例はまだ少なく、以上に述べた結論については一般化までにはできないであろう。常緑広葉樹、特に東アジアや日本の照葉樹についての水分生理やエンボリズムについての研究は非常に少なく、限られた断片的な結果しか得られておらず、全体像を理解するためには、さらに多くの樹種や現象についての研究の積み重ねが必要である。

(4) 暖温帯落葉広葉樹林と暖温帯常緑針葉樹林

日本の照葉樹林は、大局的には温量指数 $WI\ 85\sim 180^{\circ}\text{C}\cdot\text{月}$ の地域に分布している。しかし細かくみると、太平洋側の関東、東北や中部地方の内陸部で、 $WI\ 85^{\circ}\text{C}\cdot\text{月}$ 以上の気候でありながら、照葉樹林が分布しない地域があり、代わって落葉広葉樹(コナラ *Quercus serrata*, クリ *Castanea crenata*, クマシデ属 *Carpinus*)や常緑針葉樹(モミ *Abies firma*, ツガ *Tsuga sieboldii*)で構成される森林が成立している(吉良他 1976)。これらの森林植生をどのように位置づけるかについて、古くから議論があって、中間温帯、クリ帯、モミ帯、あるいは暖温帯落葉広葉樹林などと呼ばれることもある。太平洋側のこれらの地域では共通して、冬に乾燥し寒さが厳しいことが特徴である。吉良他(1976)は、照葉樹林の分布の北限・上限が冬の寒さで決まり、それは寒さの指数 $CI-10^{\circ}\text{C}\cdot\text{月}$ に相当するとした。寒さの指数 CI は、月平均気温 $< 5^{\circ}\text{C}$ である各月について、 $-\sum(5-t)$ で表したものである。吉良他(1976)は、日本海側の北陸・東北地方では $WI\ 85^{\circ}\text{C}\cdot\text{月面}$ と $CI-10^{\circ}\text{C}\cdot\text{月面}$ となる地域がちょうど同じ標高になるために、照葉樹林とブナ林(冷温帯落葉広葉樹林)とが接しているとしている。これに対して、太平洋側の気候で大陸度が高い地域では、冬の低温のため $WI\ 85^{\circ}\text{C}\cdot\text{月面}$ よりも $CI-10^{\circ}\text{C}\cdot\text{月面}$ がより低い標高に位置することになり、この $WI\ 85^{\circ}\text{C}\cdot\text{月}$ と $CI-10^{\circ}\text{C}\cdot\text{月}$ の間の標高域に、中間温帯あるいは暖温帯落葉広葉樹林・暖温帯常緑針葉樹林などと呼ばれる林が成立していると説明されている。では、照葉樹の分布を制限している「冬の寒さ」の実体とは何だろうか。木部内の水は -4°C 程度で凍結し、 0°C で融解するので、冬季に気温が氷点下に下がる地域であれば、昼夜の温度変化によっても凍結-融解によるエンボリズムは比較的容易に発生してしまうと推測される。特に冬季に乾燥した地域では、太い道管をもつ常緑広葉樹は、重いエンボリズムに陥りやすく、耐凍性の限界低温に至る前に分布が制限されている可能性がある。「温量的には照葉樹林が成立可能でも大陸度が高く冬の冷え込みが強い地域では、エンボリズム

が起こっても被害を受けない落葉広葉樹と仮道管をもつためにエンボリズムを回避できる常緑針葉樹が照葉樹に代わって分布している」というのが、従来の植生学の問題に対しての生理生態学の観点からの仮説である。

3.5 冷温帯落葉広葉樹と乾燥ストレス

冷温帯では冬の寒さが厳しく、土壤凍結が続く数か月間、樹木の吸水は停止する。さらに、木部内の水は凍結(夜)－融解(昼)を2～4か月にわたって繰り返しエンボリズムが起きやすいので、樹木が水ストレスに陥る条件がそろっている。そのため、常緑広葉樹が越冬することは難しく、冷温帯林では落葉広葉樹が優占すると考えられる。冬の間、落葉広葉樹の道管内ではエンボリズムが発達し、ほとんど通導を失っている(図3-9参照)。落葉しても樹皮の皮目からはわずかながら水分消失が続くが、水分供給がないので、冬季のシュートの木部圧ポテンシャルは低下する。しかし冬芽は厚いりん片や毛で被われて乾燥から守られているので、落葉樹では冬季の乾燥による損傷の危険はほとんどない。そのため冷温帯落葉広葉樹では、春の生育再開時にどのようにエンボリズムに対処して蒸散のための水分通導を開始し、開葉するかだけが問題となる。

(1) 散孔材樹種の開葉

散孔材樹種のうち、カバノキ属(*Betula*)、カエデ属(*Acer*)、ハンノキ属(*Alnus*)などでは、春に土壤凍結が融けると、開葉前の二週間ほどの間、木部圧ポテンシャルが正に転じることが知られている。これは根圧が発生するためだが、カエデ属では幹圧も発生するといわれている。根圧は、根の柔細胞が能動的に浸透物質をアポプラストに放出し浸透ポテンシャルを高める(浸透圧は減少する)ことで発生するといわれているが、他のメカニズムも関与しているはずである。根圧は日中のみ発生し、樹種によって決まった発生

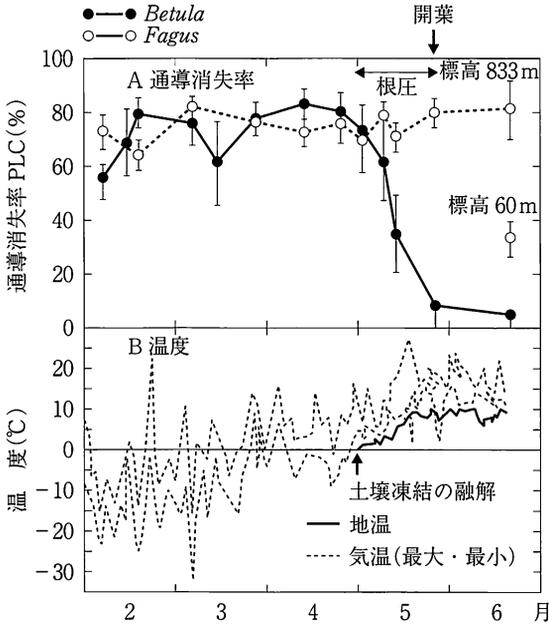


図 3-17 A : 散孔材樹種・カバノキ属 (*Betula cordifolia*) で冬季のエンボリズムが春に回復する過程。通導消失率 PLC の変化で示す。根圧が発生してエンボリズムが回復してから開葉する。アメリカブナ (*Fagus grandifolia*) ではエンボリズムは回復しない。アメリカ合衆国・北バーモントの標高 800~900 m の冷温帯の亜高山帯との境界近くで測定したもの。一方、標高 60 m に生育するアメリカブナでは冬季のエンボリズムの程度は低い。平均値に 95% 信頼限界をつけて示す。B : 気温と地温。Sperry (1995) を一部改変。

しやすい温度範囲があり、代謝エネルギーを必要とすることは確かである。根圧の発生メカニズムは、古く 19 世紀から関心もたれてきたテーマであるが、今なお確定的なことはわかっていない。根圧・幹圧によって道管内の圧力がプラスに転じると、キャピテーションによって生じた大きな気泡も水に溶け込んで、エンボリズムが修復される。すると木部の通導が回復し、水分供給が再開され、冬季の水分ストレスは回復していく。根圧・幹圧により、木部内は大気圧よりも圧が高いので、幹に穴をあけると、樹液が流れ出る

(図3-16 口絵参照). メープルシロップやシラカンバの樹液として食用にされているものは、この樹液を集めたものである. 図3-17Aは、カバノキ属の *Betula cordifolia* のエンボリズムが根圧の発生とともに回復していく様子である (Sperry 1995). 冬季には道管内の水は凍結—融解を繰り返し (図3-17B), 4月末の通導消失率 PLC は80% ほどで重いエンボリズムに陥っていたが、土壌凍結が融けるとほぼ同時に、5月初めには根圧が発生し、急速に PLC が減少し、通導阻害から回復していった. 根圧が発生した約10日後の5月12日には、エンボリズムの程度は半減 (PLC 35%) していた. 5月25日には通導はほぼ回復し (PLC 8%), 開葉が始まったが、この時にはすでに根圧は消滅し測定されなかった. このようにカバノキ属の *B. cordifolia* のエンボリズムの回復は、根圧の発生後に短期間で行われ、枝先への通水が開始されて開葉が可能になるのである.

(2) 環孔材樹種の開葉

これに対して環孔材樹種では根圧は発生しないので、冬のエンボリズムの解消手段をもたない. 図3-18はドイツ北部における環孔材樹種・セイヨウトネリコ (*Fraxinus excelsior*) における春の通導の回復の様子である (Hacke & Sauter 1996). 10月から4月にかけての冬季、通導はほぼ完全に失われ通導消失率 PLC は90% 以上に達していた. 5月に入って気温が上昇するとともに、新しい木部(早材)の形成が始まり、それに伴って通水が開始され、PLC が減少した. 同時に開葉も始まり、PLC の減少に伴って展葉が進んだ. 散孔材樹種でエンボリズムがほぼ解消してから開葉が始まったのに対して、環孔材樹種では、新木部の形成、通水の開始、開葉・展葉が互いにリンクして同時に進むのが特徴である. PLC は50% までしか戻らないが、これは前年までの道管内のエンボリズムが解消することがなく、通水は新しく形成された道管のみによって行われるためである. 空洞となった道管はやがてチロースによってふさがれる. 環孔材樹種がエンボリズムを修復しなくても、新

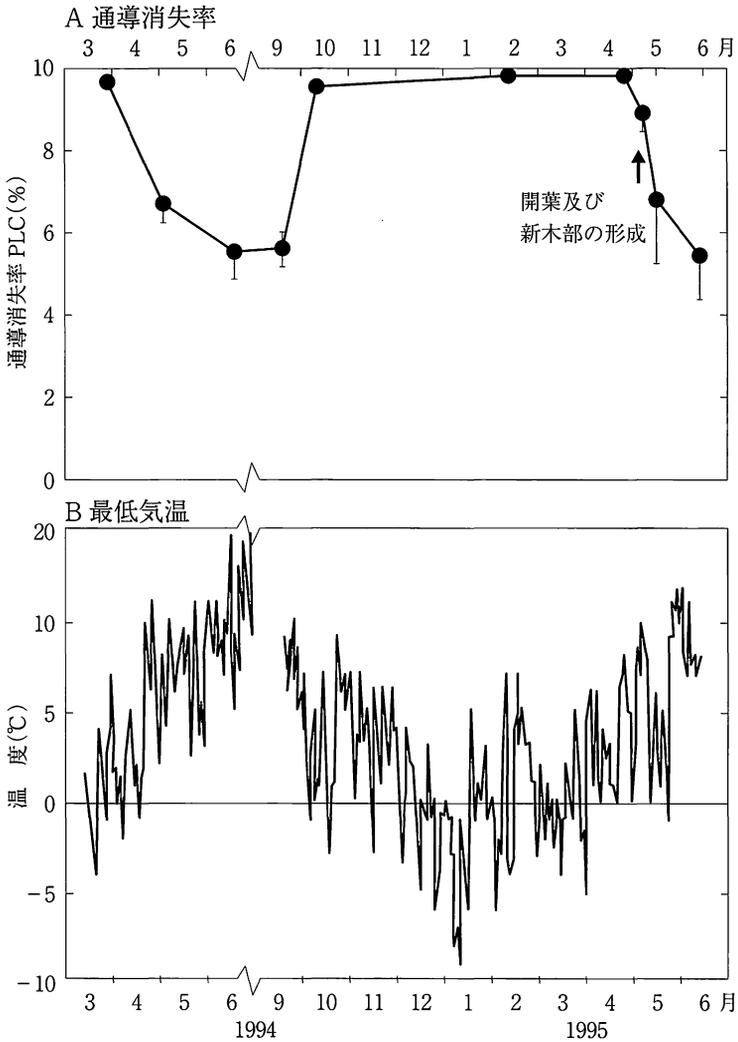


図3-18 A: 環孔材樹種・セイヨウトネリコ (*Fraxinus excelsior*) の冬季のエンボリズムが春に回復する過程。通導障害から回復すると同時に開葉と新しい木部の形成が進む。ドイツ北部での測定。平均値に標準偏差をつけて示す。B: 最低気温。Hacke & Sauter (1996) を一部改変。

しく形成された木部の通水を開始するだけで開葉できるのは、早材として作られた道管が大変太く直径 100 μm に及ぶために、開葉した葉からの蒸散を支えるための通水が十分に可能だからである。散孔材では道管が細いために、前年度までの数年分の道管を使わなければ、開葉に伴う蒸散を補うための水分供給ができないのと対照的である。このように、環孔材樹種と散孔材樹種とでは、道管の太さの違いに応じて、春の通水再開の方法において異なるストラテジーをとることになったといえる。図 3-17 において、散孔材樹種のアメリカブナ (*Fagus grandifolia*) は、標高 823 m では冬季の PLC は 80% におよび、そのまま回復しなかった。ブナでは根圧は弱く、根圧の発生頻度も少なかった。エンボリズムが回復しないまま、やがて 6 月中旬にはブナの枝先では枯損が発生したという。ただし標高 60 m のブナでは、冬季のエンボリズムの程度は軽く、春先の PLC は 30% と低く、枯損は起こらなかった。このように、ブナでは根圧が発生しない、あるいは発生しても不安定でエンボリズムの修復には貢献しないという報告が多い。ブナは冷温帯樹種であるが、ヨーロッパでは海洋性気候の地域に分布するといわれている。それは、ブナでは根圧の発生が不安定で、冬季に重いエンボリズムにかかると、春の回復が難しくなるために、冬季の冷え込みが厳しい大陸性気候の地域に分布できないためかもしれない。著者らの測定結果では、後に述べるようにブナの成木では春先に根圧が発生し、それによって冬季のエンボリズムを修復していたが、稚樹では産地により、または生育状態により、根圧の発生が抑えられてエンボリズムが回復しないことがあった。このように冷温帯の冷え込みの厳しい地域に分布できる散孔材樹種が、カバノキ属 (*Betula*)、カエデ属 (*Acer*)、ハンノキ属 (*Alnus*) など限られた属のものであるのは、根圧の発生能力と関わりがある可能性が高い。

(3) ブナとミズナラの開葉の比較

以上に述べたように、冷温帯落葉広葉樹の散孔材樹種と環孔材樹種とでは、

冬のエンボリズムから回復して、通水を再開し春の開葉を開始するメカニズムが対照的である。そこで、日本の冷温帯落葉広葉樹を代表する散孔材樹種・ブナ(*Fagus crenata*)と環孔材樹種・ミズナラ(*Quercus crispula*)の開葉過程について、エンボリズムからの回復程度との兼ね合いで詳しく比較してみよう。山梨県富士山麓の東京大学富士演習林に樹齢約30年のブナとミズナラの植栽林がある。標高は1000mで冷温帯下部にあたり、周辺の天然林にはブナ、ミズナラ、カエデ属(*Acer*)、クマシデ属(*Carpinus*)などの落葉広葉樹が混生している。秋、ブナとミズナラが落葉するのは10月末で、その後11月下旬から3月までは寒さが続く。太平洋型気候で晴れる日が多く、気温は日中5~10°Cまで上昇するが、夜は-5~-15°Cまで冷え込むので、この期間は毎日のように木部の凍結-融解が繰り返される(図3-19A)。12月から3月までは土壌も凍結し、根からの給水も停止する(図3-19A)。その結果、この期間中は両種とも重いエンボリズムに陥る。ミズナラでは完全に通導が失われ(通導消失率PLC 100%)、ブナでもPLCは90%以上に及んで、ほとんど通導のない状態となる(図3-19B、図3-21口絵参照)。

3月下旬に土壌凍結が融けて4月に入ると、まずブナで春の変化が現れる。4月初めには根圧が発生し(図3-20口絵参照)、同時にエンボリズムが修復され、PLCは60%まで減少した(図3-19B)。図3-21(口絵参照)における枝の切片写真からも、ブナでは道管内の通導が回復している様子がみとれる。根圧は特に晴れた日の日中に高い値を示し、4月中旬がピークであった。やがて4月下旬には冬芽がゆるみ始めた(図3-19Cで4月26日の開葉度0.1)。このようにブナでは、根圧の発生が引き金となって、エンボリズムの修復、通水の開始、冬芽の吸水、開葉といった一連の過程が進む。なお、この期間はまだブナの新しい木部は形成されておらず(図3-21口絵参照)、もっぱら前年度までの古い木部の道管を介した通水によって開葉がすすむ。

これに対して、根圧が発生しないミズナラでは、4月中は目立った変化はない。PLCは100%のまま、まだ通水は開始されない(図3-19B、図3-21

口絵参照)。ミズナラの春の変化は、5月初めに新しい木部が一部形成される時期から始まる。図3-21(口絵参照)から、5月2日にはわずかに形成された新しい木部だけが染色されており、ここだけに通導があって、前年の木部には通導がないことがわかる。新しい木部の道管を使って通水が始まるとともに、冬芽もゆるみ始める(図3-19Cで5月2日の開葉度0.1)。ミズナラで新しい木部の形成が、5月初めから連続して起こっていく様子が図3-21(口絵参照)からわかる。初めは一部に形成された新木部が、5月中旬には一層の連なった道管となり、5月下旬には一部で二層目の道管が作られている。そして、いずれも新しい木部だけに通導があり、前年の古い木部のエンボリズムが回復することはない。一方、ブナでは新しい木部の形成が始まるのは5月中旬で、ミズナラよりも約10日遅く、その後も5月末まで新しい木部の形成はほとんど進行しない(図3-21口絵参照)。

開葉の進み方も両種で対照的である(図3-19C)。ブナでは冬芽がゆるんだ後、5月に急速に開葉が進み、5月下旬には完全に開葉を終える(開葉度4)。これに対してミズナラでは、5月中旬まで開葉度1の段階にしばらく留まった後に、徐々に開葉が進み、開葉を完了する時期はブナよりも約2週間ほど遅く6月初旬となる。このように、ブナでは開葉がほぼ完了してから新しい木部が形成されるが、ミズナラでは開葉と木部の形成とが平行して起こる。ミズナラでは、新しく道管が作られると、それを通して供給される水分にみあう蒸散を行うだけの葉面積が開葉していくと考えられる。

(4) 冷温帯林における落葉広葉樹の開葉

以上のような春の生育開始時期のブナとミズナラの違いは、冷温帯における散孔材樹種と環孔材樹種の違いとして一般的なものといえるだろう。新しい木部の形成開始時期の違いは、岐阜県の冷温帯林で小見山(1991)が、幹の肥大成長をデンドロメーターによって継続測定した結果にも明瞭に表れている(図3-22)。冷温帯樹種のうち環孔材樹種7種では、幹の肥大成長の開始

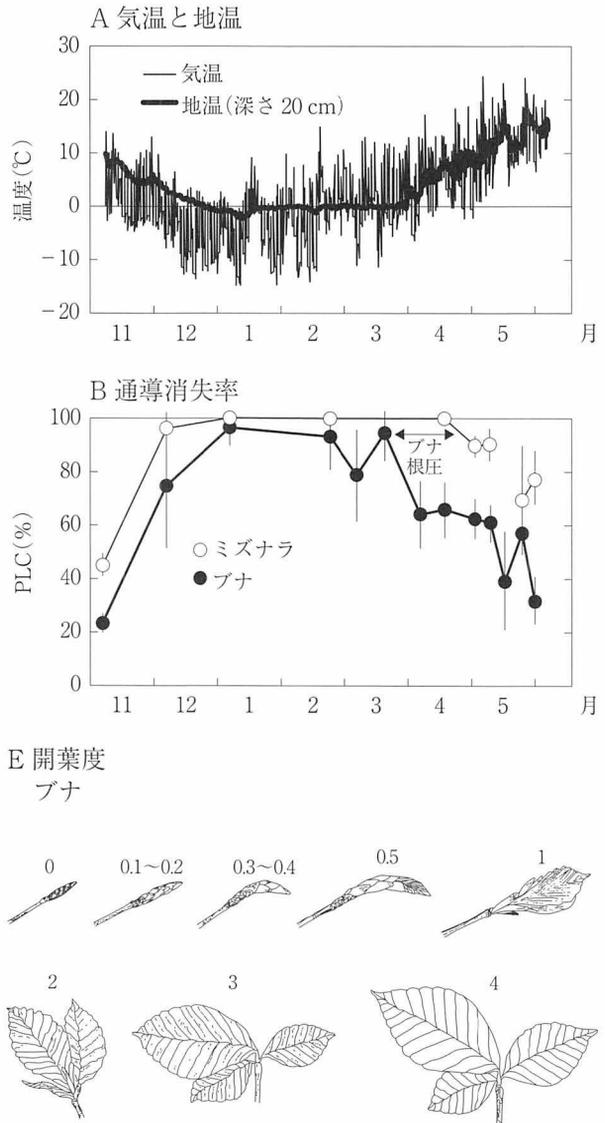
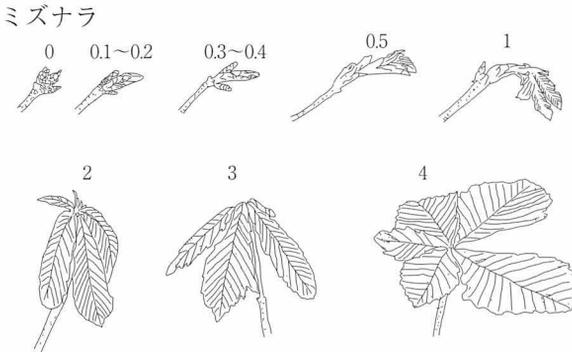
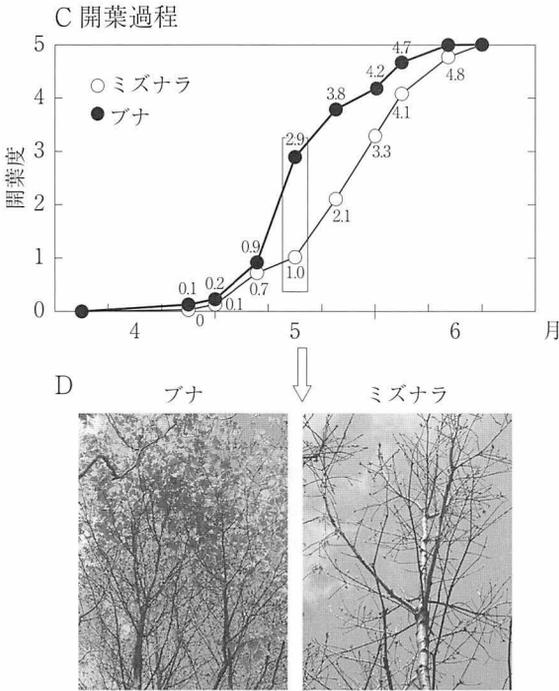


図 3-19 散孔材樹種・ブナ(*Fagus crenata*)と環孔材樹種・ミズナラ(*Quercus crispula*)における冬季のエンボリズムからの回復と春の開葉過程。標高 1000 m の冷温帯にある山梨県山中湖村・東京大学富士演習林内の約 30 年生の植栽林。
A: 林内の気温と深さ 20 cm の地温の季節変化。B: 両種の枝先の通導消失率



PLCの季節変化(平均値±標準偏差)。C: 両種の開葉過程を目視による開葉度で示す。開葉度はEに示すように0.1~5まで分類し、開葉度4が完全に開葉した状態であり、開葉度5は葉が硬くなり緑色が濃くなって成熟した状態。ブナの開葉度の原因は久野洋による。D: 5月中旬のブナとミズナラの開葉状態の違い。

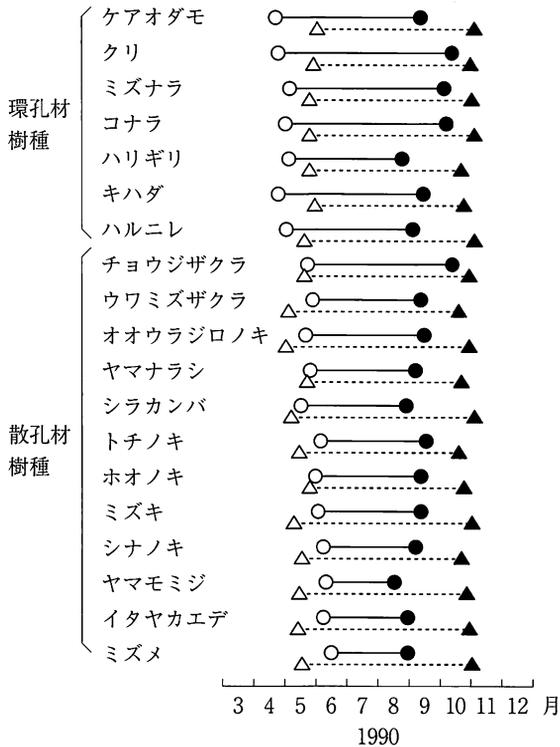


図 3-22 岐阜県の冷温帯林における環孔材樹種と散孔材樹種の幹の肥大成長期間と葉の生育期間。原著には 1988 年, 1989 年の結果も掲載されているが, 1990 年と同じ結果なので省略し, 1990 年の結果のみを示す。○—●幹の肥大成長の開始時期と終了時期。△—▲開葉時期と落葉時期。小見山(1991)を一部改変。

時期が 4 月中～下旬で, 5 月の開葉に先行していたのに対し, 散孔材樹種 12 種では, 5 月初～中旬にまず開葉してから, 一定期間後の 5 月下旬～6 月上旬に肥大成長を開始していた。カナダ・モントリオールの冷温帯落葉広葉樹林の構成樹種 43 種についての研究によると (Wang et al. 1992), 開葉開始時期は環孔材樹種が散孔材樹種よりも遅く, また冬の間のエンボリズムが重い (PLC が大きい) 樹種ほど開葉時期が遅くなった (図 3-23)。このような開葉フェノロジーの違いは, まず新しい木部を形成して通水を開始してから開

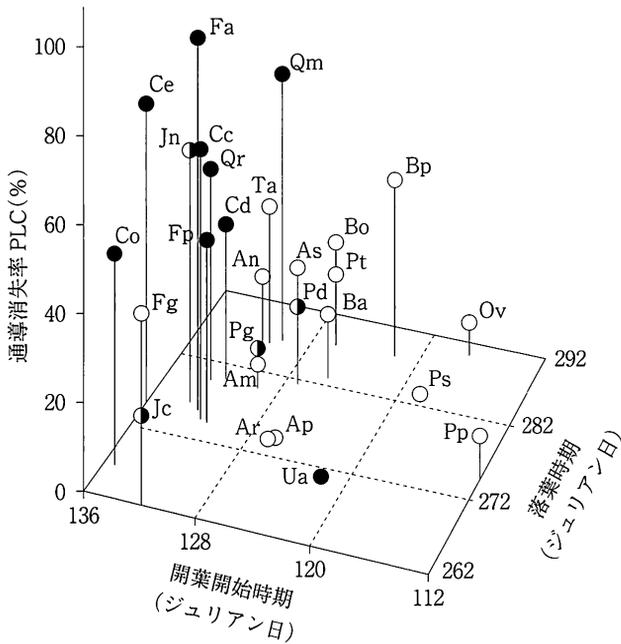


図 3-23 環孔材樹種と散孔材樹種の越冬終了時のエンボリズムの程度(PLCで示す)と開葉時期、落葉時期との関係。カナダ・モントリオールの冷温帯林の構成樹種。●環孔材樹種、○散孔材樹種、◐半環孔材樹種。図中の略記は下記の樹種に相当する。時期は1月1日からの日数(ジュリアン日)で示す。Wang et al. (1992)を一部改変。

- | | |
|--|--|
| Am <i>Acer saccharinum</i> カエデ属 | An <i>Amelanchier nigrum</i> ザイフリボク属 |
| Ap <i>Amelanchier rubrum</i> ザイフリボク属 | As <i>Amelanchier sacchrum</i> ザイフリボク属 |
| Ba <i>Betula alleghaniensis</i> カバノキ属 | Bo <i>Betula populifolia</i> カバノキ属 |
| Bp <i>Betula papyrifera</i> カバノキ属 | Cc <i>Carya condiformis</i> ベカン属 |
| Co <i>Carya ovata</i> ベカン属 | Cd <i>Castanea dentate</i> クリ属 |
| Ce <i>Celtis occidentalis</i> エノキ属 | Fa <i>Fraxinus americana</i> トネリコ属 |
| Fp <i>Fraxinus pensylvanica</i> トネリコ属 | Fg <i>Fagus grandifolia</i> ブナ属 |
| Jc <i>Juglans cinerea</i> クルミ属 | Jn <i>Juglans nigra</i> クルミ属 |
| Ov <i>Ostrya virginiana</i> アサダ属 | Pd <i>Populus deltoides</i> ハコヤナギ属 |
| Pg <i>Populus grandidentata</i> ヤマナラシ属 | Pt <i>Populus tremuloides</i> ハコヤナギ属 |
| Pp <i>Prunus pensylvanica</i> サクラ属 | Ps <i>Purunus serotina</i> サクラ属 |
| Qm <i>Quercus macrocarpa</i> コナラ属 | Qr <i>Quercus rubra</i> コナラ属 |
| Ta <i>Tilia americana</i> シナノキ属 | Ua <i>Ulmus americana</i> ニレ属 |

葉する環孔材樹種と、開葉した後に木部を形成する散孔材樹種の違いとして、先に述べた冬季のエンボリズムへの対処の違いととらえることができる。

冷温帯の春は遅い。落葉してじっと冬を越してきた枝先で、4月末～5月初めになると急に冬芽が動き始める。その後は日ごとに林の緑が増していく。このように変化の激しい季節だけに、散孔材樹種と環孔材樹種とで開葉の始まる時期が異なることは、約2週間の差に過ぎなくても、この時期の景観として目をひく(図3-19D)。5月中旬の冷温帯落葉樹林では、鮮やかな新緑の樹冠(散孔材樹種)と、遠目にはまだ緑のない樹冠(環孔材樹種)とがモザイクを作っている(図3-24A 口絵参照)。また、この時期に林床から上を見上げると環孔材樹種の林冠部がギャップのように明るく、そこから林床に光が差し込んでいる(図3-24B 口絵参照)。林床植物にとって、林冠木の開葉前の明るい時期の物質生産が成長・生存にとって重要であることは広く知られている。北海道の冷温帯落葉樹林の林床におけるイタヤカエデ(*Acer mono*)の実生は、林冠が閉鎖する前の1か月間に年間の生産量の60～80%を得るという(Seiwa 1998)。したがって、このような環孔材樹種の林冠部のいわばフェノロジカル・ギャップは、後継樹の成長・生存や更新動態に何らかの影響をもつのではないだろうか。先に述べた富士演習林のブナ林とミズナラ林で、それぞれの林床にブナの堅果を播種し実生を育ててみた。その結果、ブナ林床下でのブナ実生の成長は遅く生存できなかったが、ミズナラ林床下では5月の成長量の増分がそのまま持ち越されて、秋までに越冬するのに十分なサイズに達し生存可能であった。ミズナラ林での5月のわずかな期間のフェノロジカルギャップの出現によって、ブナ実生の成長・生存が促進されたのである。ブナ林の随伴種であるホオノキ(*Magnolia obovata*)も、やはり5月にフェノロジカルギャップを作り、その周辺にはブナ稚樹が集中分布しているという。ホオノキは散孔材樹種でありながら、環孔材樹種と同じように例外的に開葉が遅い(図3-22)。このことから小山(2008)は、フェノロジカルギャップにおいては晩春以降のほとんどの生育期間は暗いので、耐陰性の高いブナ

が更新しやすく、一方、ブナ親木が倒れた後の、年間を通じて光条件の良い真のギャップには陽樹である先駆樹種が侵入定着を果たし、やがてフェノロジカルギャップを形成し、再びブナ稚樹が更新する、といった更新動態の可能性を述べている。このことは、ブナ林においてフェノロジカルギャップを作りやすい環孔材樹種が一定程度混交することが、ブナ林の安定的な更新に必要なことを意味し、今後はこのような視点からも更新動態を研究していく必要があるだろう。

3.6 亜寒帯・亜高山帯常緑針葉樹と乾燥ストレス

森林が成立し得る最も寒冷な地域である北方亜寒帯林と中緯度亜高山帯林には、先に述べたように(2.3参照)強い耐凍性を獲得できた数少ない樹種だけが分布している。優占するのは、マツ科針葉樹(マツ属 *Pinus*, トウヒ属 *Picea*, モミ属 *Abies*, カラマツ属 *Larix*)で、カバノキ属(*Betula*), ハコヤナギ属(*Populus*), ハンノキ属(*Alnus*)の落葉広葉樹が混生する。常緑針葉樹が長く厳しい冬を乗り切るためには、強い耐凍性だけではなく、乾燥に対する備えも必要となる。亜寒帯林と亜高山帯林では、10~5月の約7~8か月間にわたって土壤が凍結するうえ、厳冬期には幹も凍結し、枝先への水分供給は停止する。この期間中、葉を乾燥から守るためには、針葉からの水分消失をできるだけ抑える必要がある。葉内の水分はたとえ凍結していても、昇華してクチクラ層を通して大気中に失われるので、長期間にわたって水分供給がなければ、針葉の乾燥が進むからである。そのために、気孔は閉鎖し、その上をクチクラで覆い、葉全体のクチクラ層も厚くして、葉からの水分消失を最小限にして冬の乾燥から針葉を防御している(Tranquillini 1979)。また、マツ科針葉樹の仮道管のサイズは小さく、木部の凍結-融解によるエンボリズムを回避できるので、長い冬の間も木部の通導を保つことができ、常緑葉を維持するうえで有利であると考えられている。

(1) 亜寒帯針葉樹と乾燥ストレス

亜寒帯において常緑針葉樹は実際にどのような水分状態で越冬しているのだろうか。図 3-25 は、亜寒帯における越冬中の樹木の水分状態を示したものである (Sperry et al. 1994)。アラスカのフェアバンクス (64°N) は、北極圏まで約 200 km に位置し、亜寒帯林の森林限界に近い。土壌は 10 月から 5 月下旬まで凍結が続くので (図 3-25A)，この期間中、樹木は土壌から吸水ができない。10 月から 2 月末までは、日中の気温も 0°C 以下の日が続き、幹も凍ったままで、厳冬期には -30~-45°C まで冷え込む。したがって常緑針葉樹にとって、この期間が最も乾燥ストレスに陥りやすいといえる。常緑針葉樹のシロトウヒ (*Picea glauca*) の木部圧ポテンシャル Ψ_{xy} は、10 月下旬の -1.0 MPa から徐々に低下し、4 月上旬に最低の -1.7 MPa となり、その後は回復した (図 3-25B)。シロトウヒとカラマツ (*Larix laricina*) の枝のエンボリズムは 10 月まではほとんど認められないが、厳冬期には通導消失率 PLC が 20~30% と、低いながらもエンボリズムが生じた (図 3-25C)。このエンボリズムは雪融けとともに 6 月には解消している。冬季のシロトウヒのエンボリズムの程度は、落葉広葉樹で散孔材樹種のカバノキ属 *Betula papyrifera* var. *humilis* やハンノキ属 *Alnus incana* に比べて、半分以下と低かった (図 3-25C, D)。このように、土壌と幹の凍結が続く冬季に木部圧ポテンシャル Ψ_{xy} は低下し、おそらくそれが原因でエンボリズムが発生したが、水ストレスの程度としては軽微なものであり、トウヒやカラマツは亜寒帯の厳しい冬に十分対処できているといえる。マツ科針葉樹の冬季のエンボリズムとして報告されている他の例でも PLC は 20~30% と低いものが多い。このことから、マツ科針葉樹は、小さいサイズの仮道管をもつことで、冬季の凍結-融解によるエンボリズムを回避し、厚いクチクラ層によって針葉からの水分消失を防いで、木部圧ポテンシャル Ψ_{xy} の減少を抑え、水ストレスによるエンボリズムも低いレベルに保たれていることがわかる。なお、このエンボリズムは春には完全に回復するが、その時期は新しい木部

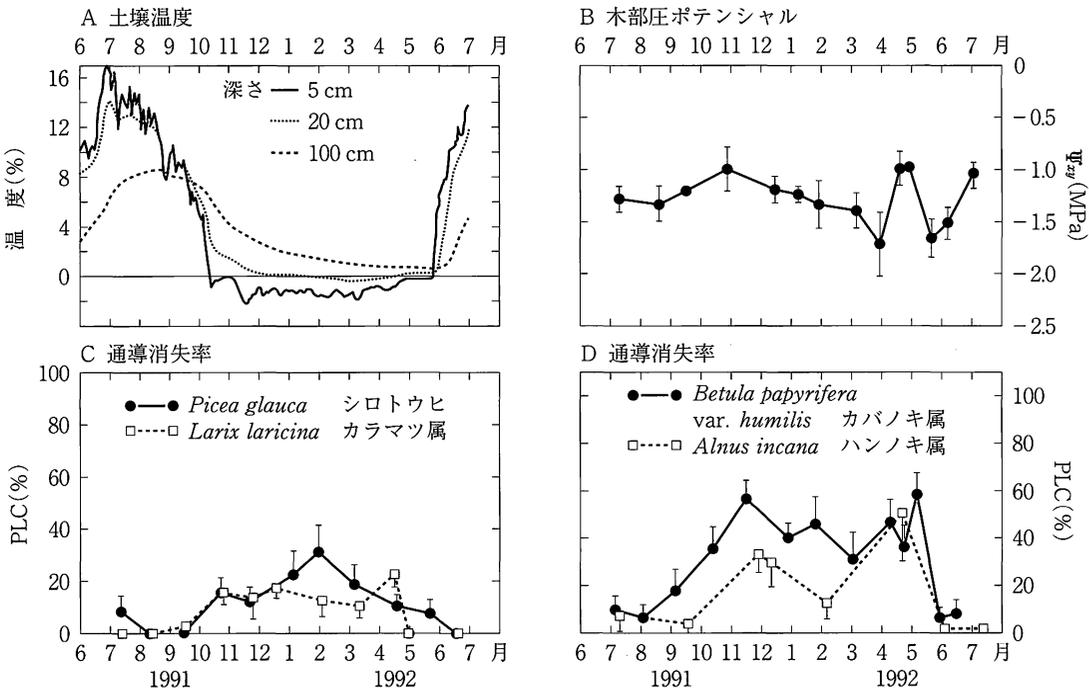


図 3-25 アラスカに自生する樹種の冬季の水分ストレス。A：深さ 5 cm, 20 m, 100 cm の地温, B：シロトウヒ (*Picea glauca*) の木部圧ポテンシャル Ψ_{st} の季節変化 (平均値±標準偏差), C, D：マツ科針葉樹と落葉広葉樹の通導消失率 PLC の季節変化 (平均値±95% 信頼限界)。Sperry et al. (1994) を一部改変。

の形成が始まる前であり, マツ科針葉樹では根圧の発生もなく, エンボリズムの回復メカニズムはまだ解明されていない。

このように, 亜寒帯の冬季は厳しい環境であるにもかかわらず, 亜寒帯針葉樹ではエンボリズムとそれに伴う水ストレスが樹木の生理作用や生存に影

響を及ぼすことはないといえることができる。

(2) 亜高山帯・森林限界の針葉樹と乾燥ストレス

これに対して、温帯の森林限界の針葉樹は冬季に厳しい水分ストレスにさらされることが知られている (Tranquillini 1979 など)。北半球の中緯度・温帯では、亜高山帯針葉樹林から高山帯に至る樹木限界移行帯で、図 3-26 に示すように、マツ科針葉樹の樹高や密度が徐々に低下し、やがて偏形化し、高木としての生活型を保てず矮生化し、高山植生に移り変わる。この移行帯の中の変化は、森林限界、樹木限界、矮生木限界として区分される。この移行帯の上部で、マツ科針葉樹は風上側に枝のないハタ型偏形樹や、積雪面より上に枝が立ち上がることができない矮生木(マツ型偏形樹)となるが、冬季の水分ストレスが、これらの偏形化の成因であるといわれている (Hadley & Smith 1986)。アメリカ・ワイオミング州のロッキー山脈の樹木限界(約 42°N, 標高 3200 m)で、図 3-27A に示すようなエンゲルマントウヒ (*Picea engelmannii*) とアルプスモミ (*Abies lasiocarpa*) の偏形樹について、Hadley & Smith (1986) は冬季に水分ストレスが進行するメカニズムについて明らかにした。樹木限界では冬季には西～西北西の強風の日が続き、雪氷が吹きつけて針葉のクチクラ層が損傷を受け、多量の水分が針葉から失われる。水分の失いやすさとして、針葉のクチクラ抵抗(図 3-1 参照)の値で表すと図 3-27B のように、10 月にはハタ型偏形樹や直立幹の風上・風下側、それにマツ型の積雪面の上と下とで差はなかったが、2 月には風あたりの強いシュートで針葉のクチクラ抵抗が著しく減少し、走査電顕による観察でもクチクラ層の損傷が認められた。しかし風当たりの弱い位置のシュートでは、クチクラ抵抗は 2 月にわずかに減少しただけであった。このことは、ハタ型偏形樹や矮生木の風上側のシュートだけが、特に冬季の強風で吹きつけた雪氷によって損傷を受けることを示している。その結果、風上側の針葉の含水量は秋から厳冬期にかけて次第に減少していき、2 月には 40% (乾重量当た

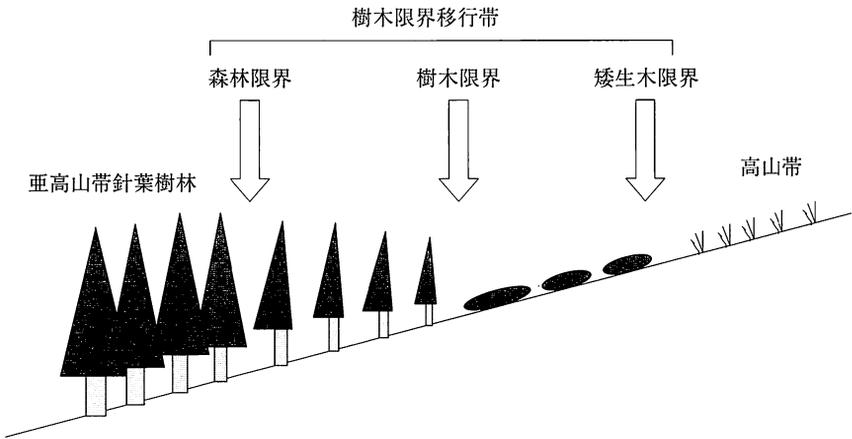
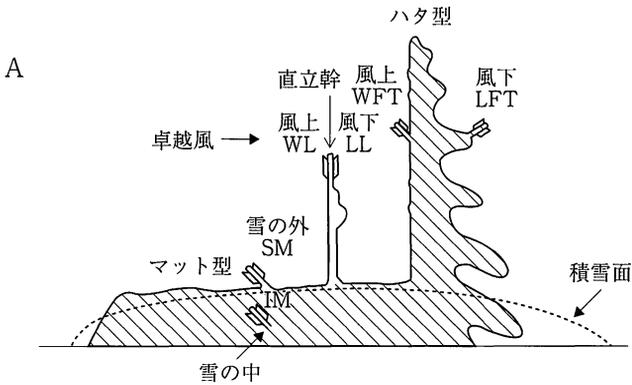


図 3-26 北半球・中緯度の一般的な森林限界の模式図。亜高山帯針葉樹林を構成しているマツ科針葉樹が、樹木限界移行帯では樹高・密度が減少し偏形化し、やがて矮生木となり、高山帯へ移り変わる。

り)以下の致死量になり、針葉の枯損が進みほぼ枯れてしまった(図 3-28)。これに対して風下側では冬季を通じて含水量の変化はほとんどなく、枯損した針葉もわずかであった。このように樹木限界では風上側のシュートは冬季の乾燥で損傷を受け、枝を伸長させることができないので、ハタ型偏形樹が形成されるのである。一方、樹木限界でも針葉が強風に直接さらされず、クチクラ層が損傷さえしなければ、土壤凍結が続いて水分供給を受けられない冬季の間、厚いクチクラ層に保護されて、針葉の含水量は十分に安全なレベルに保たれる。

この研究から、高緯度・高標高域の厳しい冬を耐えられるように適応したマツ科針葉樹に致死的な水分ストレスが生じるのは、土壤凍結が半年近く続く期間に、強風が針葉樹の防御体制を破ったときであるということができる。北半球の偏西風は冬には中緯度の北緯 30° 付近まで南下しており、北アメリカ、ヨーロッパ、日本などの標高の高い山岳の森林限界では風速 $20 \sim 40 \text{ ms}^{-1}$ の強風が連日吹き荒れる。このような山岳の森林限界付近ではマツ科針葉樹の偏形樹がみられることが多く、あたかも強風になびいているかのよ



B 針葉のクチクラ抵抗

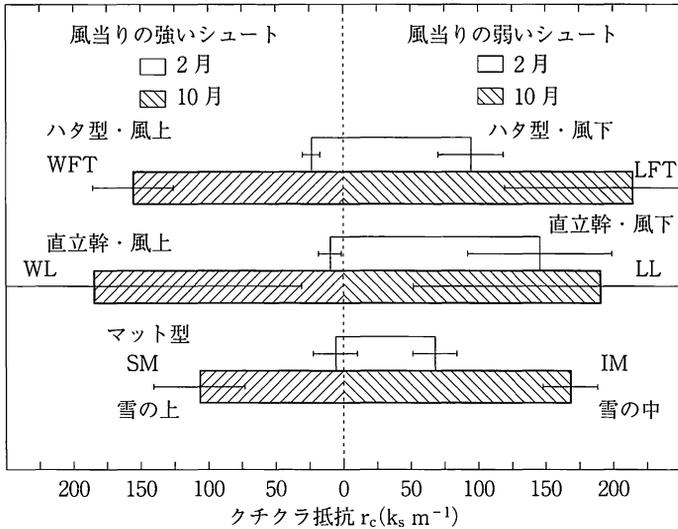


図 3-27 A: ロッキー山脈の樹木限界付近 (標高 3200 m) の偏形樹の模式図。常緑針葉樹(エンゲルマントウヒ *Picea engelmannii*) の偏形化の形成メカニズムの研究を行った偏形樹, B: エンゲルマントウヒの偏形樹の各部位のシュートにおける 1981 年 10 月と 1982 年 2 月の針葉のクチクラ抵抗 r_c 。平均値に 95% 信頼限界をつけて示す。Hadley & Smith (1986) を一部改変。

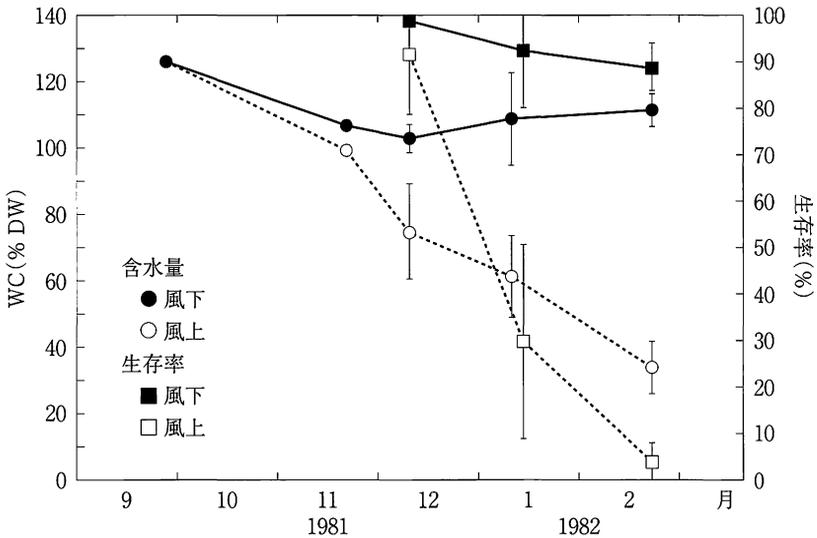


図3-28 エンゲルマントウヒ (*Picea engelmannii*) の偏形樹の直立幹における針葉の含水量(%乾重量当り)と生存率(平均値±95%信頼限界)についての風上と風下の比較. 1981~1982年の冬季の変化. 偏形樹は図3-27Aで示したものの. 針葉の生存の判断は, 室温・100%相対湿度のもとで3日間にわたって吸水させた後に葉面の50%以上が緑色をしているものとした. Hadley & Smith(1986)を一部改変.

うな樹型をなし風衝木とも呼ばれている(図3-29口絵参照). 日本の森林限界を見慣れていると, 熱帯高山の森林限界はまったく異なる景観であることに驚く. ボルネオ島のキナバル山(標高4095m)の森林限界は3400m付近であるが, 樹木は樹高が次第に低くなっていくだけで風衝化はみられない. 森林限界が温量指数で規定されていることが実感される. 熱帯の森林限界は貿易風帯の中にあるが, 偏西風帯のように強風が吹き続けることがないためであろう.

ところで, 図3-27の風上側の針葉は, 2月までに含水量は40%以下に減少したが, その時の木部圧ポテンシャル Ψ_{xy} は-5~-7 MPaと著しく低下していた. このトウヒの偏形樹では, 木部圧ポテンシャルが-4 MPa以下に下がると, 急速に針葉の生存率も低下した(図3-30A). このように風上側

のシュートは冬季に著しい水ストレスに陥って Ψ_{xy} が低下したが、その時に水ストレスによって引き起こされるエンボリズム(3.2 参照)が起こったのではないだろうか。この論文(Hadley & Smith 1986)が発表された1980年代半ばは Tyree や Sperry がエンボリズムの発達メカニズムについての論文を発表し始めた時期で、残念ながらトウヒの偏形樹に対してエンボリズムの測定はなされなかった。その後、エンボリズムについての研究が広く行われるようになって、ヨーロッパの樹木限界のノルウェートウヒ (*Picea abies*) についてキャビテーションに対する感受性曲線が得られている (Mayr et al. 2003)。図 3-30B のトウヒの感受性曲線から、 Ψ_{xy} が $-3 \sim -4$ MPa でキャビテーションが発生し始め、 -4 MPa 以上では急速に通導消失率 PLC が増大して、木部の通導がほとんど失われてしまうことがわかる。これを Hadley & Smith (1986) の研究と対比させてみると、 -4 MPa 付近で針葉の枯損が始まっており(図 3-30A)、ちょうど PLC が急速に増大する Ψ_{xy} (図 3-30B) と一致する。このことから、傷ついたクチクラ層から多量の水分が失われて水ストレスに陥り、その水ストレスがエンボリズムを引き起こして水供給が絶たれ、いっそう針葉の含水量の低下を招き致命的なレベルにまで低下してしまっただと考えられる。従って樹木限界の常緑針葉樹では、水ストレスによるエンボリズムが、針葉の枯損に関与している可能性が高い。

富士山の樹木限界でも、ロッキー山脈と同じように冬季の水分ストレスによって、偏形樹が形成されると考えられる。富士山は噴火の年代が新しく、どの斜面も最終の噴火から 1000 年以下しか経過しておらず、植生遷移の途上にある。温量指数 $15^{\circ}\text{C} \cdot \text{月}$ に相当する標高は 2800 m であるが、この標高域まで落葉針葉樹のカラマツ (*Larix kaempferi*) の高木が到達しているのは西斜面だけである。富士山では先駆樹種としてカラマツの矮生木が定着することで、それに続く樹木限界移行帯の高度を引き上げている(図 3-31 口絵参照)。同時に移行帯の中に極相樹種のシラビソが定着し遷移も進行している。最終的には、西側以外の斜面でもカラマツの矮生木は標高 2800 m 付近まで

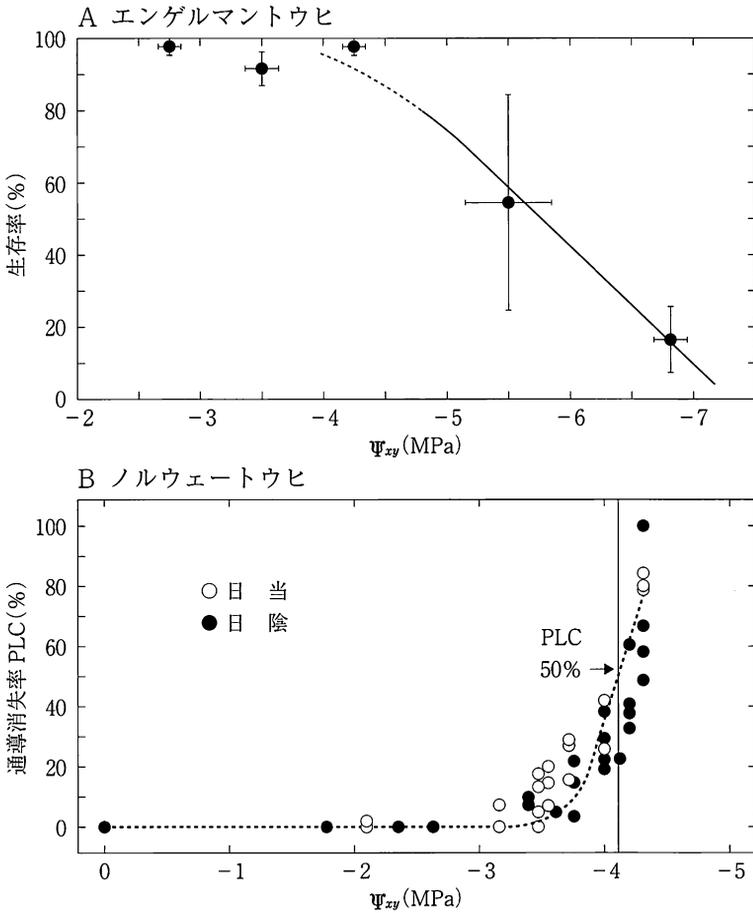


図 3-30 A : エンゲルマントウヒ (*Picea engelmannii*) の偏形樹におけるシュートの木部圧ポテンシャル Ψ_{xy} と針葉の生存率 (平均値 \pm 95% 信頼限界). 偏形樹は図 3-27A で示したもの. Ψ_{xy} が -4 MPa 以下になると急激に生存率が低下する. Hadley & Smith (1986) を一部改変. B : ノルウェートウヒ (*Picea abies*) のシュートのキャビテーション感受性. Ψ_{xy} が -4 MPa 以下で急激に通導能力が低下し PLC が増加する. ヨーロッパアルプスの森林限界付近 (標高 3200 m). Mayr et al. (2003) を一部改変.

到達し、森林限界は温量指数の許す標高 2800 m まで上昇するだろう。富士山の南斜面は 1707 年の宝永火口 (2693 m) の噴火後の遷移の途上にあり、現在の森林限界は 2400 m にある。カラマツの矮生木は標高 2600 m 付近まで到達して点在している (図 3-32B 口絵参照)。この 2400~2600 m の範囲が樹木限界移行帯である (図 3-32A 口絵参照)。カラマツの矮生木と移行帯の中のカラマツ偏形樹について (図 3-32B, C 口絵参照)、シュートの水分状態を Hadley & Smith (1986) と同じように測定した (Maruta 1996)。富士山では 11 月から 4 月にかけて西~北西の強風が続き、土壌も凍結する。太平洋型気候のため冬季の積雪量は少なく、特に卓越風が直接当たる北西~南西斜面では 1 月頃まで砂礫が露出している年も多い。そのため、ロッキー山脈で偏形樹に傷をつけたような雪氷片だけでなく、細かな砂礫が山頂側から矮生木限界のカラマツに吹きつけて枝を傷つける (図 3-33 口絵参照)。しかし、カラマツの矮生木はこれらの砂礫をほとんど捉えてしまい、下方に位置する移行帯の中のカラマツを損傷から守っている。図 3-34 に示すように矮生木では、強風により飛散した砂礫で枝の樹皮抵抗が著しく減少して脱水され、3 月には枝の含水量が致死レベル以下に低下して枯死した。落葉性のカラマツは葉の損傷こそ逃れることができるが、冬芽と枝の皮層・形成層が枯損する。これに対して、移行帯の中のカラマツの枝では樹皮抵抗と含水量の低下はほとんどなく (図 3-34)、枯れるものもほとんどなかった。矮生木では、毎年初夏に新しいシュートが伸びても、冬にはこのようにして枯れることを繰り返しており、幹が鉛直に立ち上がることができない (図 3-35A 口絵参照)。しかし、これらの矮生木に守られて、より下方にある移行帯の中のカラマツでは、冬にもほとんど枯れることがないので (図 3-35B 口絵参照)、次第に幹が立ち上がって、やがて高木に育っていくことができる。ところで、富士山の調査地では、厳冬期でもまれに風が弱い日には、日射を受けると枝の温度が上昇し、細く若い枝や幹の南側の木部内の氷が融解するとみられる。このときエンボリズムがそれほど発達せずに木部に通導があれば、強風によって樹

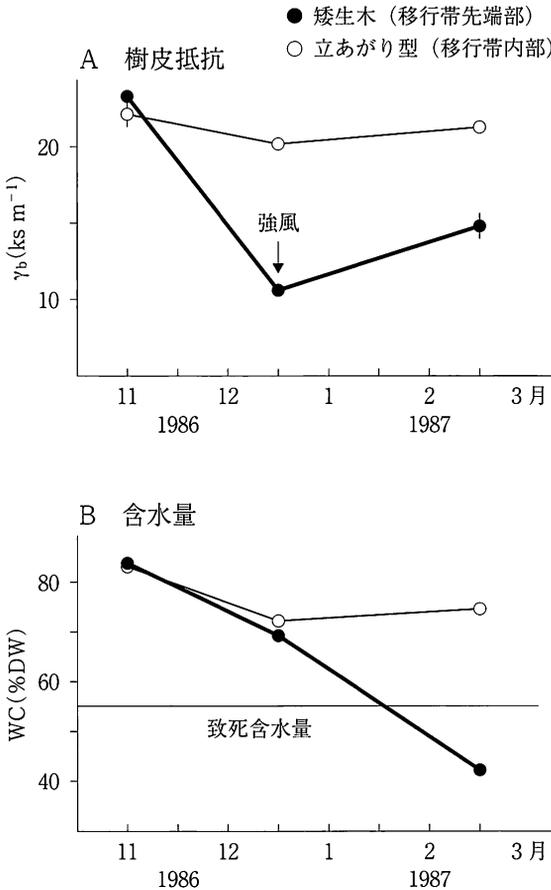


図 3-34 富士山・樹木限界移行帯上部におけるカラマツ偏形樹の冬季の水分状態変化。A：当年枝の樹皮抵抗(枝の柔組織細胞の水分が水蒸気として外部に拡散するのを樹皮や表面のワックスが防御しており、それを定量化した値)、B：当年枝の含水量。平均値に標準誤差をつけて示す。Maruta(1996)を一部改変。

皮が傷つけられて脱水しても、枝先に水分が供給され枯損から免れるのではないだろうか。この研究を行っていた1980年代半ばには、まだSperryらによるエンボリズムの測定法が一般化しておらず、標高2500mの樹木限界

と対照地の 1600 m とで間接的な野外実験によって枝の通導の有無を確かめてみた。その結果、樹木限界(2500 m)では、カラマツの枝に傷がついていなければ、冬季に枝先に十分な水分供給があって、含水量の低下は抑えられるが、人工的に傷をつけると水移動が減少して枝先の含水量は致死量以下になってしまうことがわかった(図 3-36A, C)。枝に傷がつくと多量の水分が失われ、木部圧ポテンシャル Ψ_{xy} が低下してエンボリズムが高まり、失われた水分を補うことができなくなったものと考えられる。一方、標高 1600 m の対照地では枝に傷をつけても含水量の低下はそれほどみられず(図 3-36B)、枝についた傷から失われる多量の水分を補うように、むしろ水分移動量が増加していた(図 3-36C)。この野外実験の結果は、標高 2500 m の樹木限界で特にカラマツの枝に冬季のエンボリズムが発達しやすいことを示している。

(3) 樹木限界におけるマツ科針葉樹の冬季のエンボリズム

そこで改めて、樹木限界において冬季にどの程度のエンボリズムが起り、それが針葉樹の水分状態や針葉の枯損、ひいては偏形化にどの程度の影響を及ぼしているかを検証してみよう。日本の山の森林限界は温量指数 WI 15 °C・月に対応する標高よりも低い場合が多い(沖津 1984, 1985)。本州中部山岳域では温量指数 WI 15 °C・月に相当する標高は約 2800 m であるが、富士山を除くと山頂高度は高くても 3000 m 程で十分な標高に達していない。山頂からの比高 200~500 m の範囲では、冬季の強風や降雪に伴う環境ストレスのため針葉樹が高木として生育できず、日本では矮生低木のハイマツに取って替わられる。そのために日本の森林限界は温量的に達し得る標高より押し下げられていると考えられている(沖津 1984, 1985)。このことから、日本の樹木限界は、冬季に樹木に損傷を与えるような乾燥ストレスが作用することによって決定されている可能性が高く、その際にエンボリズムが関与していれば、エンボリズムは樹木限界を決定する重要な要因となり得るだろう。この点からも樹木限界におけるエンボリズムの研究は重要であると考え

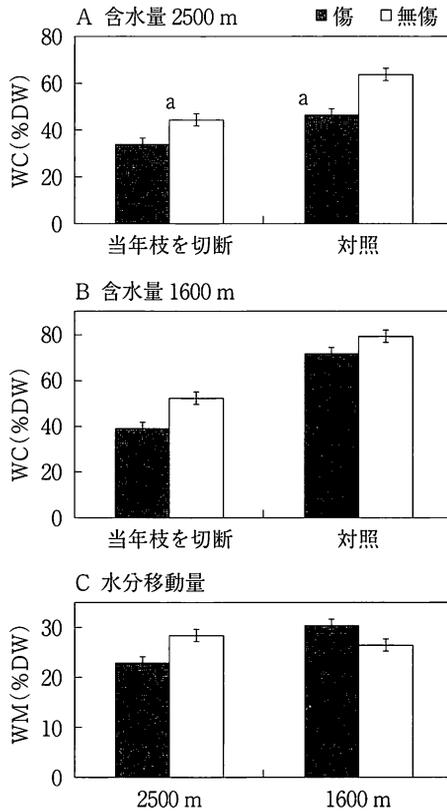


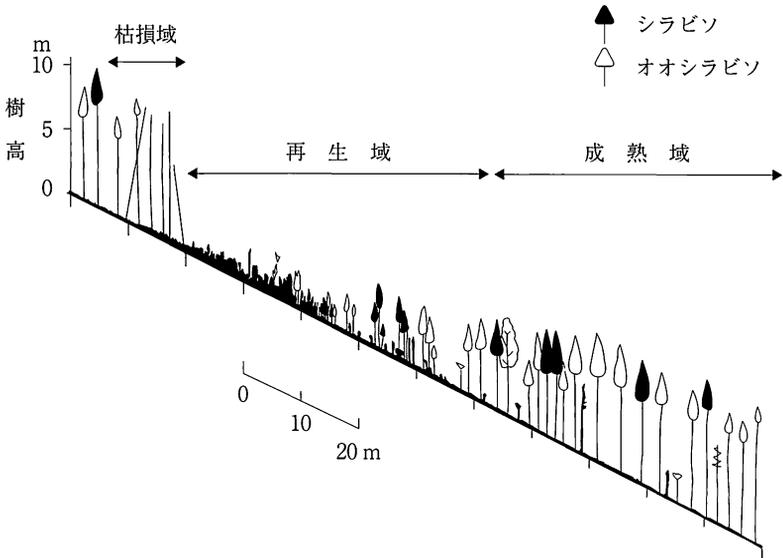
図 3-36 富士山樹木限界においてカラマツ 偏形樹の枝が冬季に乾燥枯死するメカニズムを明らかにするための野外実験の結果. 標高 2500 m の樹木限界と対照地の標高 1600 m において, カラマツの切断した当年枝と幹についたまま(対照とする)の当年枝の樹皮に紙ヤスリで傷をつけ, 12 月下旬~3 月上旬の 2 か月半にわたって放置した. A: 標高 2500 m における 3 月上旬の当年枝の含水量 WC(%乾燥重量当たり), B: 標高 1600 m における 3 月上旬の当年枝の含水量 WC(%乾燥重量当たり), C: 実験期間中の幹から当年枝への水分移動量 WM(%乾燥重量当たり). A と B において, 切断した当年枝の含水量と幹についたままの当年枝の含水量の差は, 幹から当年枝への水分移動量に相当する. 水分移動量は A, B の結果を用いて推定したもの. A~C の値は平均値±標準誤差. それぞれの図で同じ肩文字がついているものどうしは有意差(P<0.05)がないことを示す. Maruta(1996)を一部改変.

BOX 5

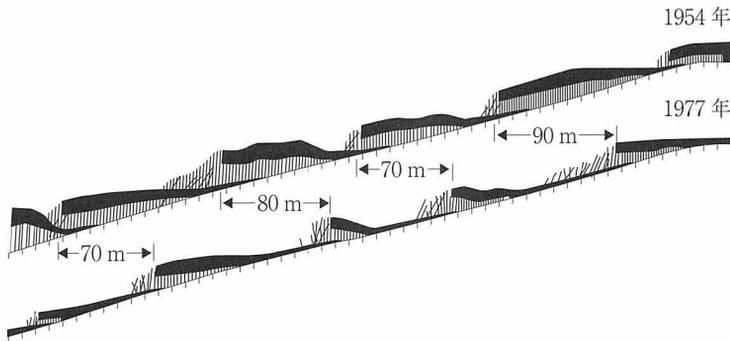
縞枯れ現象

長野県中央部の北八ヶ岳では、縞枯れ現象がよく知られている。中でも縞枯山は、大規模な亜高山帯針葉樹林(シラビソとオオシラビソ)の縞枯れ模様が麓からも見ることができる(BOX 5 図1口絵参照)ことから、その名前の由来となっている。縞枯れ現象は、紀伊半島・大峰山系から奥日光に至る太平洋側の亜高山帯、さらに小規模なものは日本海型気候で多雪山地の八甲田山系や吾妻山系にも分布している(岡 1983)。またアメリカ合衆国北東部のバルサムモミ林でも同じ現象が報告されている(Sprugel 1976)。

縞枯れ現象は、古くから植物生態学、自然地理学、林学など広い分野の研究者の興味をひき、多くの研究が行われてきた(Oshima et al. 1958, 岡 1983, 木村 1984, 甲山 1984, など)。その結果、縞枯れ現象



BOX 5 図2 縞枯れ現象の森林断面図。八ヶ岳・縞枯山の南西斜面でみられる6条の縞のうちの一つ。Oshima et al. (1958)を一部改変。



BOX 5 図3 縞枯山の森林断面の23年間の変化. 黒い部分が生きて
いる林冠. 木村(1983)により引用された奥原(1977)の調査結果.

は、森林の衰退のような異常なものではなく、亜高山針葉樹林の更新動態の一形態であることが明らかにされた(甲山 1984). 縞枯れ模様のうち、白く見える部分は過熟木(樹齢約 90 年)の枯死による崩壊部であり、緑色の部分は稚樹の成長によって再生された部分で(図 2), 更新過程の時系列が平面状に投影されて縞模様を形作っているのである. 一本の縞の間隔は 70~90 m ほど, 縞の移動速度は 1~3 m/yr で(図 3), 斜面の下から上に向かって林冠木が枯れあがっていく. 枯れた跡には, すでにシラビソやオオシラビソの前生樹が多数生育しており, 林冠木の枯死によって明るくなったことで, 直ちに活発な伸長成長を開始し, 自己間引きをしながら, やがて成熟林となっていく(図 2).

縞状に枯損が発生する原因については, まだはっきりとは解明されていないが, 森林限界や山頂近くに出現し, 南向き斜面に多いことから, 強風や強い日射などによる環境ストレスが関与している可能性が指摘されている(Sprugel 1976, 岡 1983). 枯死域に接する林冠木が冬季の季節風を受けて衰弱し, その後暖候季の台風や強風によって枯死するのではないかというのである. さらに, シラビソ・オオシラビソの純林は高密度で, 下枝が枯れあがって林冠が先端のみに集中し, 土壌が浅くて根の張りも悪く, バランスを欠いて, いっそう強風の害を受けやすいと考

えられている。

られる。

長野県中央部のハヶ岳連峰は、最高峰の赤岳でも標高 2899 m で、樹木限界は冬季の乾燥ストレスなどの作用によって、温量指数から予測される標高よりも下降していると考えられる。さらに内陸性気候で冬季は冷え込みが厳しく、積雪も少なく、晴れて乾燥する日が多い。したがって樹木限界における常緑針葉樹の冬季の乾燥ストレスの研究に適した条件を備えていると考えられる。ハヶ岳の亜高山帯はシラビソ (*Abies vetichii*) とオオシラビソ (*Abies mariesii*) が優占しているが、山頂近くや稜線、鞍部などの風が特に強い場所では、ほとんどシラビソに占められている。そして、これらのシラビソは Hadley & Smith (1986) の結果と同様に、西～西北西の冬季季節風を受ける風上側の針葉が褐変化して枯れ、風上側に枝のないハタ型偏形樹を形成している (図 3-37A 口絵参照)。ハヶ岳連峰北部にある縞枯山付近の標高 2300 m において、風衝地のハタ型偏形樹と風背地の正常な樹型をもつシラビソ (図 3-37B 口絵参照) とで、冬季の水分状態の測定を行い、エンボリズムが偏形化の過程にどの程度関わっているのかを検証した。現地では 12 月中旬から 5 月初めまで半年近くにわたって土壌凍結が続いた (図 3-38A)。この期間の積雪は 1～3 月に最深 1.3 m になったが、その他の時期は 1 m 以下と少なかった。風衝地におけるシラビソの枝温度は、11 月中は凍結 (夜間) - 融解 (昼間) を繰り返したが、12 月に入るとほとんど氷点下となり、特に 1～3 月中旬の厳冬期には 0°C 以上になることはなく、枝は凍結したままであった (図 3-38B)。これに対して幹温度のほうは、より温度較差が大きく、2～3 月には日中は日射によって暖められ 20°C まで上昇することもあって、幹の一部は厳冬期にも融解することがあった (図 3-38C)。幹よりも熱容量の小さい枝のほうは、吹き続ける風のために熱を奪われ、12～3 月中旬の期間、温度が上昇することはなかったものと考えられる。針葉のクチクラ抵抗は、初

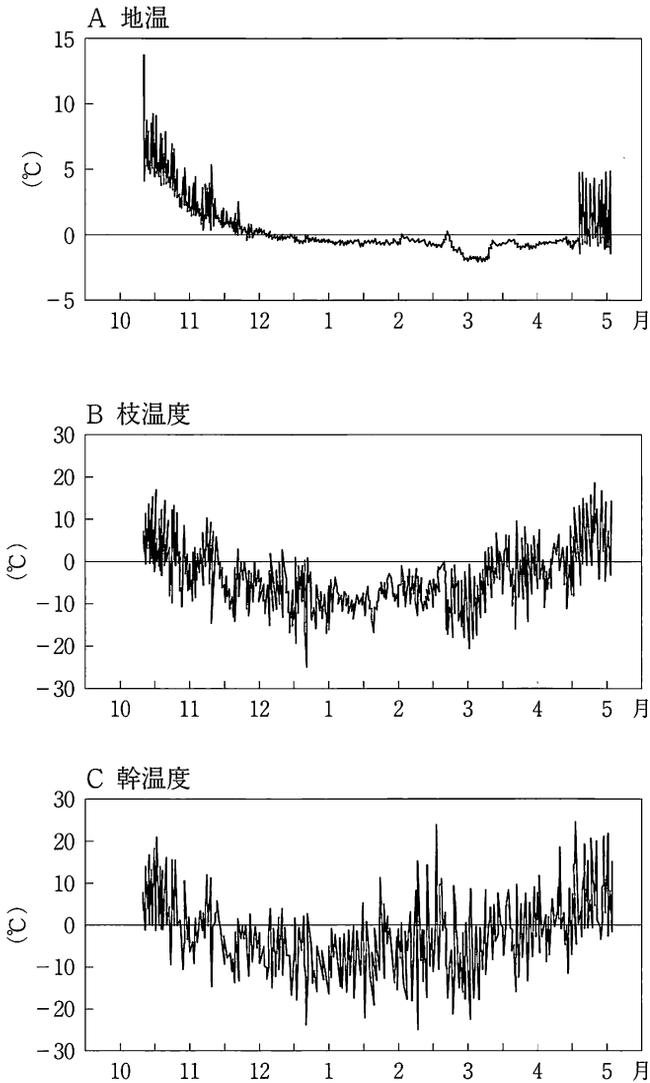


図 3-38 八ヶ岳・縞枯山の亜高山帯上部(標高 2300 m)の風衝地における 2006~2007 年冬季の温度条件。A: 深さ 20 cm の地温, B: 風衝木の風上側の枝温度, C: 風衝木の風上側の幹温度, 樹皮表面から深さ 1.5 cm の部位で測定したもの。

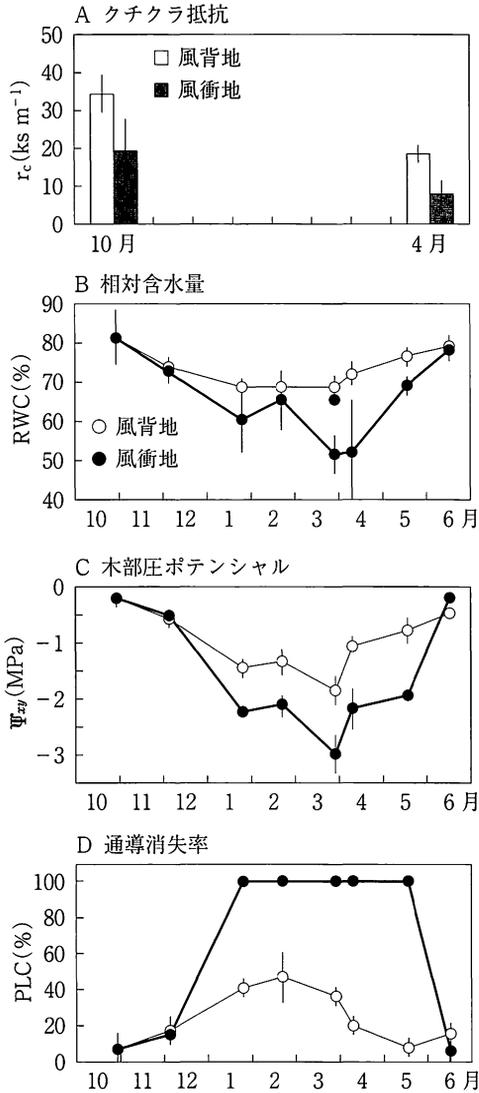


図 3-39 ハヶ岳・縞枯山における亜高山帯針葉樹シラビソの冬季の水分ストレス。2006~2007年冬季に測定した風衝地と風背地の比較結果。A：初冬と春先の針葉のクチクラ抵抗 r_c (ks m⁻¹)，B：針葉の相対含水量 RWC (%)，C：シュートの木部圧ポテンシャル Ψ_{st} (MPa)，D：通導消失率 PLC (%)，平均値に標準偏差をつけて表す。

冬の時点ですでに風衝地は風背地の60%ほどと小さく(図3-39A), 十分なクチクラ層が発達しておらず, 土壌や幹・枝が凍結した状態では, 風衝地の針葉は脱水されやすいことがわかる. さらに越冬後の4月には, 風背地でもクチクラ抵抗は減少したが, 風衝地での減少が著しく, ロッキー山脈のトウヒ偏形樹(Hadley & Smith 1986)と同様に, 冬季の強風で吹きつけられる雪氷片によってクチクラ層が磨耗し, いっそう脱水しやすくなったとみられる. 針葉の相対含水量 RWC・木部圧ポテンシャル Ψ_{xy} は風衝地・風背地ともに12~3月に減少したが, 特に風衝地での減少が著しく, 3月下旬には致死含水量近くまで下がり(図3-39B), 褐変した針葉が目立つようになった. 枝の中でも特に風当たりの強い部位の針葉が褐変しており, 中にはシュート全体が枯れているものもあった(図3-40 口絵参照). 土壌凍結が融けた5月に入ると吸水が始まったとみられ, RWC, Ψ_{xy} ともに6月中旬には完全に回復した(図3-39B, C). ただし枯れた針葉では回復しなかった. 風背地では1~3月に PLC の値で40%程度のエンボリズムが発生し(図3-39D), これは Sperry et al. (1994)の結果でみられる常緑針葉樹と同じレベルで, 針葉に損傷を与えるようなことはなく, シラビソは亜高山帯の冬に順化しているといえる. ところが風衝地では, 11月までは風背地と同様に PLC は20%以下であったが, 1~5月にかけて, ほとんどすべての通導を失ってしまった(図3-39D). この様子は, 木部に色素溶液を通して可視化した結果からも確かめられる(図3-41 口絵参照). ハヶ岳の風衝地でなぜ長期間にわたって通導が失われたのだろうか. マツ科針葉樹では, 高山の厳しい環境でも, ほとんどの通導を失うような重いエンボリズムが起こることはめったにない(Mayr et al. 2006). 通導が失われたのは12月から1月にかけての期間である. この時の木部圧ポテンシャル Ψ_{xy} は, 12月初めの-0.5 MPa から1月下旬の-2.2 MPa まで急速に減少しているが(図3-39C), 水ストレスによる感受性曲線からみる限り, -2 MPa 程度では PLC で40%程度のエンボリズムしか発生しないはずである(図3-42). 感受性曲線によれば, 水ス

トレスが原因で完全に通導が失われる (PLC 100%) のは、 -5 MPa 以下に Ψ_{xy} が下がったときでしかあり得ない (図 3-42)。しかし実際には、感受性曲線から予測されるよりも高い PLC のエンボリズムが発生している (図 3-39, 3-42)。それでは、もう一つのエンボリズムの原因である凍結-融解によるのだろうか。しかし、図 3-38B からみても 12~1 月には数回しか枝の凍結-融解は起きておらず、仮道管をもつ常緑針葉樹のシラビソでは、重いエンボリズムが発達することは考えにくい。したがって、このように通導が完全に失われるのは、風衝地に特有の原因、例えば強風で枝が激しく揺れて傷がつき、通導組織の空洞化が増し、エンボリズム感受性が高まることなどがあるのかもしれないが、今後明らかにしていく必要がある。いったん通導が完全に失われると、春になって Ψ_{xy} が回復しても、なかなか PLC は回復しない。風衝地でも 6 月には通導が回復したが (図 3-39D, 図 3-41 口絵参照) シュート全体が枯れた場合には通導は回復することなく PLC 100% のままで、通導の回復のためには生きた組織が関与していることが示唆される。

以上の結果から、風衝地のシラビソで冬季に Ψ_{xy} が減少し、針葉の相対含水量 RWC が致死量まで低下した過程で、Hadley & Smith (1986) で示されたようなクチクラの損傷による脱水に加えて、通導を完全に失うようなエンボリズムの発生が関与して被害を大きくしている可能性がある。3 月下旬からは枝の凍結も融けるときがあるので、通導さえ確保されていれば、幹・枝からの水供給も得られるはずであるが、実際は、ちょうどこの時期からシュート全体が褐変化してしまう現象が目立つようになる (図 3-40 口絵参照)。したがって、シュート全体が褐変枯死してしまうのは、重いエンボリズムによる乾燥ストレスに起因していると考えられる。ハタ型偏形樹は樹木限界や亜高山帯の風衝地でよく見られる樹型であり、その形成過程では、ここで述べたようにエンボリズムが関わっている可能性が高い。さらに BOX 5 で述べたように、縞枯れ現象を引き起こす誘因として、冬季の季節風を受けて林冠木が衰弱することが示唆されているが、実際に春先には風衝地と縞枯れの

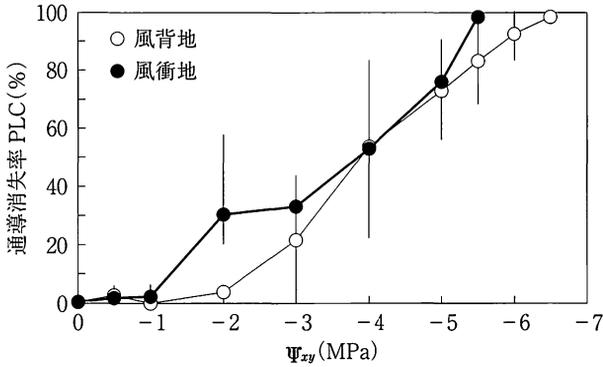


図3-42 ハヶ岳・縞枯山におけるシラビソのシュートのキャビテーション感受性. 図3-39の測定を行った風衝地と風背地のシラビソから12月に採取したものの. 木部圧ポテンシャル Ψ_{xy} の低下に伴う通導消失率 PLC の増加を平均値に標準偏差をつけて表す.

過熟木の先端では、同じように針葉が褐変化する様子が観察される。したがって「冬季にエンボリズムが進行して、針葉の乾燥枯死が毎年繰り返されるために、縞枯れの最前線の林冠木が衰弱する」ということは、縞枯れ現象の誘因としての有力な仮説の一つといえるだろう。

第4章 強光ストレス

4.1 植物にとって過剰な光エネルギー

光合成の過程は、光エネルギーを吸収して化学エネルギーに変換する光化学系(電子伝達系)と、そのエネルギーを利用してCO₂を固定し炭水化物を生産する炭酸固定系(カルビン-ベンソン回路)から成り立っている(図4-1)。しかし、光化学反応に利用される光エネルギーと、CO₂固定反応におけるエネルギーの消費とは必ずしも常につきあっているとは限らない。光化学系における電子伝達速度は、光強度以外の環境要因の影響は受けないが、CO₂固定系では関連する酵素の反応速度やCO₂を取り込む気孔の開閉が温度、水分条件、栄養条件などの環境要因の影響を受けて変動するからである。また、葉に吸収される光量子密度(PPFD: photosynthetic photon flux density)は、入射量に比例して増加するが、強光下ではCO₂固定反応が律速となって、吸収した光量子の一部しかCO₂固定に利用することはできないからである(図4-2)。晴れた日の日中の光量子密度PPFDは1000~2000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ に及び、明所の葉は日中、過剰な光にさらされることになる(図4-2)。このように、強光条件下やCO₂固定を阻害する環境条件のもとでは、葉はCO₂固定能力を上回る過剰な光量子PPFDを吸収している。過剰な光エネルギーは、活性酸素やラジカルを発生させ、植物に障害を与える危険がある。そこで植物は、過剰な光エネルギーを受けても致死的な障害に到らないような様々な防御機構を備えている。特に温帯や亜寒帯の常緑樹は、冬季は低温によりCO₂固定能力が著しく減少するが、太陽光強度はそれほど減少しないので、光エネルギーが過剰となり、強光ストレスを受けやすい。そのために、これらの地域で常緑葉を維持する植物は、冬季の間、強光ストレスに対する

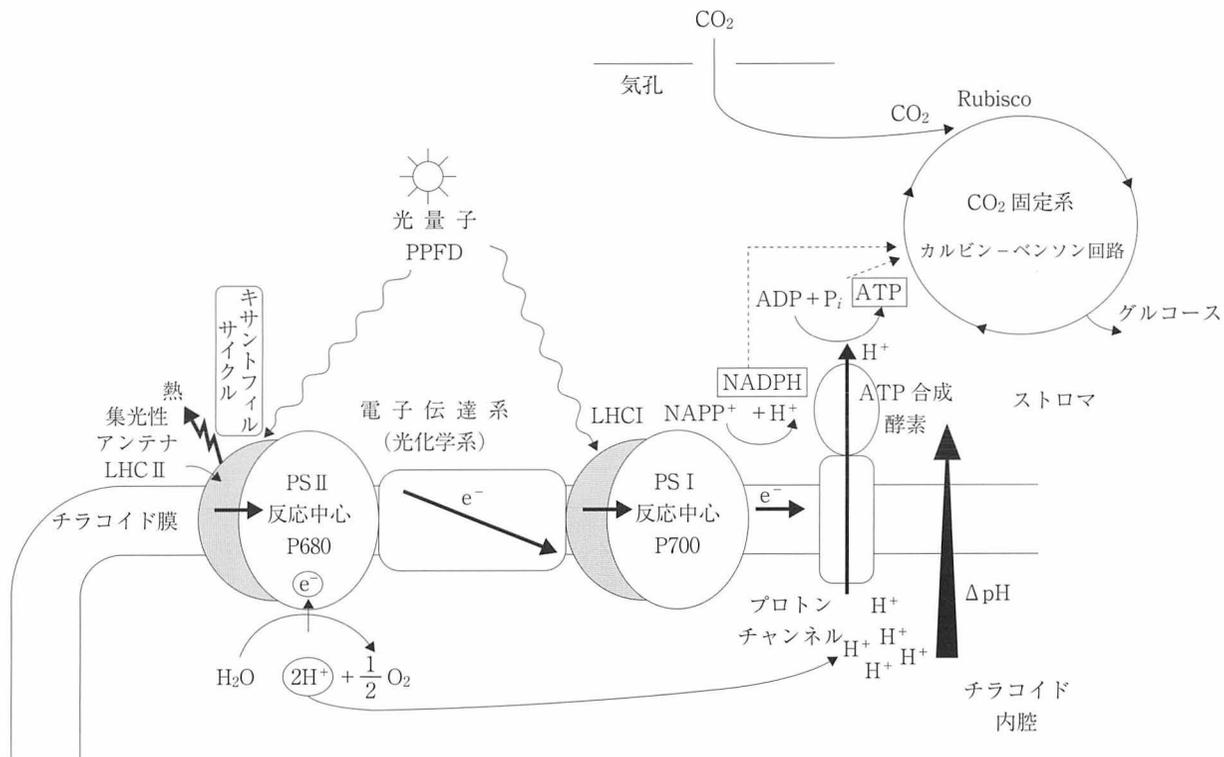


図 4-1 光合成の電子伝達系(光化学系)と CO₂ 固定系におけるエネルギー・電子の流れとその制御機構の模式図。

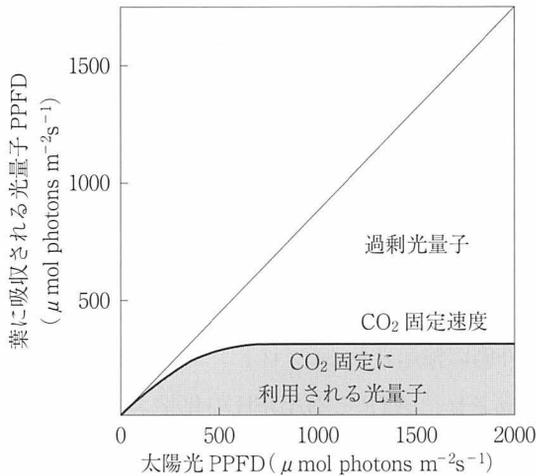


図4-2 光量子密度 PPFD と CO₂ 固定反応 P との関係. 葉による光量子吸収量は 20% と仮定してある. 浅田(1999)を一部改変.

防御機構を維持できるように適応・進化した種群であるということが出来る.

4.2 光化学反応

光エネルギーを化学エネルギーに変換する光化学反応は、葉緑体のチラコイド膜で行われる(図4-1). 光化学系Ⅱ(PSⅡ)は、光エネルギーを吸収する集光性(アンテナ)クロロフィルタンパク質複合体(LHCⅡ)と反応中心クロロフィル(P680)から構成されている. LHCⅡは、光エネルギーを吸収すると励起され、その励起エネルギーを反応中心P680に伝達する. こうして励起された反応中心P680は、電子 e^- を放出し、光化学系の電子伝達が始まる. 放出された電子 e^- は、電子伝達系の $Q_A \rightarrow Q_B \rightarrow PQ \rightarrow$ チトクロム \rightarrow プラストシアンインPCを経て、光化学系Ⅰ(PSⅠ)の反応中心P700に伝達される. PSⅠにおいては、光エネルギーを吸収したLHCⅠから、反応中心P700に励起エネルギーが受け渡される. 励起エネルギーを受け取ったP700が放出した

電子 e^- は、順次伝達され、 NADP^+ を還元して NADPH が生成される。なお、電子伝達系の出発点である PS II の反応中心 P680 から放出された電子 e^- は、水の分解によって生じた電子 e^- によって補われる。この水の分解過程では同時に、酸素とプロトン H^+ が放出され、チラコイド膜の内腔に H^+ が蓄積される(図 4-1)。内腔に H^+ が蓄積すると酸性化し、チラコイド膜の内側(内腔)と外側(ストロマ)の間に pH の勾配 (ΔpH) が形成される。この ΔpH が駆動力となって ADP から ATP が生成され、同時に H^+ がチラコイド膜の内側から外側に輸送される(プロトンチャンネル)。このような光化学反応によって生成された ATP と NADPH の化学エネルギーが CO_2 固定反応に利用される。チラコイド膜内外の pH の勾配 (ΔpH) は、光化学反応と CO_2 固定反応のバランスで決まる。それは、 CO_2 固定速度の変動に伴って ATP 利用が変動するので、チラコイド膜内腔の H^+ の輸送も変動し、その結果、チラコイド膜内外の ΔpH も増減するからである。過剰な光エネルギーを吸収したときには、チラコイド膜内外の ΔpH は増加するが、 CO_2 固定反応が高まり ATP 利用が増加すれば ΔpH は減少する。弱光や暗黒条件になると、水の光分解が停止し H^+ の供給がなくなるので ΔpH は解消する。

4.3 過剰な光エネルギーへの防御機構

前述のように(4.1 参照)、光化学反応と CO_2 固定反応とは、律速となる環境要因が異なるため、吸収した光エネルギー(PPFD)と CO_2 固定系が利用するエネルギー(P)とがアンバランスとなることがある(浅田 1999)。光エネルギーによって PS II から放出される電子と、電子伝達系から PS I を経て CO_2 固定に利用される電子の流れが等しければ(PPFD=P)、電子伝達系の電子受容体は部分的に還元された状態を保つことができる(図 4-3A)。しかし、強光条件や CO_2 固定を阻害する環境条件のもとでは、PPFD>P となり、LHC II から過剰な光エネルギーが供給され電子受容体のほとんどが還元型と

○酸化状態 ●還元状態

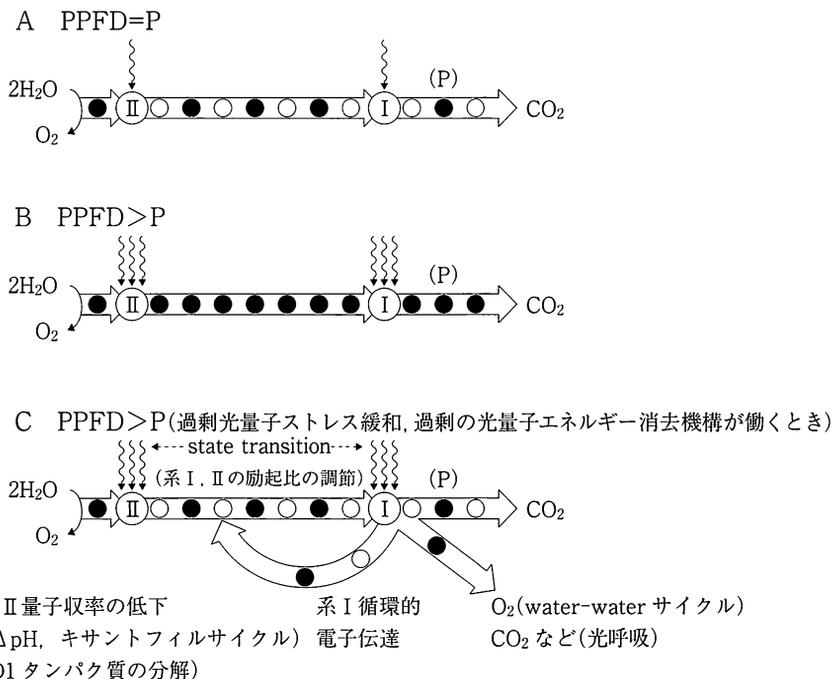


図4-3 光量子密度 PPFD と CO_2 固定反応 P との比による電子伝達系の酸化と還元状態. A: PPFD によって生じる NADPH や ATP と, これらを消費する CO_2 固定速度 P が等しいとき. B: PPFD が過剰なとき. C: 過剰な PPFD に対する防御機構. 浅田 (1999) を一部改変.

なり, 電子の流れが滞ってしまい(図 4-3B), エネルギーが過剰な危険な状態となる. このような条件では, P680 から電子 e^- を送り出すことができないので, クロロフィル分子がエネルギーレベルの高い励起三重項クロロフィル分子 $^3Chl^+$ に変化する. $^3Chl^+$ は励起エネルギーを酸素に渡し, 反応性の高い活性酸素(1O_2 , H_2O_2 , O_2^- など)が発生する. これらの活性酸素は, PS II の反応中心 D1 タンパク質, PS I の反応中心, CO_2 固定回路の酵素, チラコイド膜などを酸化し破壊する. このうち, PS II の反応中心 D1 タンパク質は最も損傷を受けやすく, 光化学系じたいの破壊に到ることもある. しかし

D1 タンパク質は分解されても速やかに再合成され、壊れた反応中心は修復される。これに対して、PS I は破壊されると再生までに長時間を要し、チラコイド膜など破壊されると再生できない場合もある。再生されやすい PS II の D1 タンパク質が破壊されて電子伝達系内に過剰なエネルギーが流入するのを防ぐことは、PS I などを防御する機構のひとつと考えられている。

4.4 キサントフィルサイクル

高等植物は、PS II のアンテナクロロフィル LHC II に結合しているカロチノイド色素によって過剰な光エネルギーを無害な熱エネルギーに変換して安全に取り除くシステム、キサントフィルサイクルを備えている。キサントフィルサイクルでは、ビオラキサンチン V、アンテラキサンチン A、ゼアキサソチン Z の三種類のキサントフィルが光の強度に応じて相互に変換して組成が変化する(図 4-4)。弱光条件や暗所では、ほとんどがビオラキサソチン V である。強光条件になると、ビオラキサソチン V が脱エポキシ化され、アンテラキサソチン A を経てゼアキサソチン Z へ変換される。弱光に戻ると、A と Z はエポキシ化され、V が再生される。V の脱エポキシ化は数分以内でおこる迅速な反応であるが、Z、A から V へのエポキシ化は数時間以上かかることもある。

V は吸収した光エネルギーを反応中心クロロフィルに伝達する集光アンテナとして働くが、A と Z はクロロフィルの励起エネルギーを吸収して熱として放出し、過剰なエネルギーを安全に放散する働きをする。脱エポキシ化によって V→A→Z の変換が起きるのは、光が強くなり (PPFD>P)、光化学反応に伴う水の分解によって生じた H⁺ がチラコイド膜内腔に大量に蓄積することで pH が下がってビオラキサソチン脱エポキシ化酵素が活性化(最適は pH 5.2)するためである。逆に弱光下では、チラコイド膜内腔の H⁺ の蓄積がなくなり、pH がほぼ中性となってゼアキサソチン・エポキシターゼが

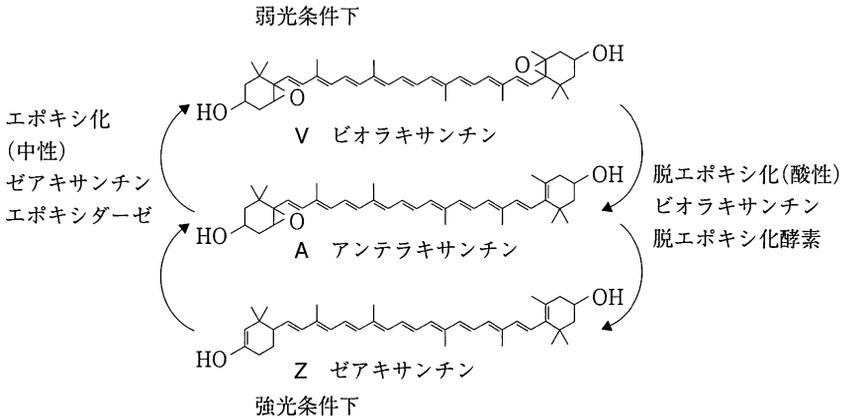


図4-4 キサントフィルサイクルの模式図. 過剰光量子条件下でチラコイド膜内腔のpHが低下するとビオラキサントチン脱エポキシ化酵素が活性化し、ビオラキサントチンV→アンテラキサントチンA→ゼアキサントチンZの変化が起こって、LHC IIからPS IIへの励起エネルギーが熱として放散される。過剰光量子ストレスがなくなると、チラコイド膜内腔がほぼ中性となり、ゼアキサントチン・エポキシターゼが活性化し、再びビオラキサントチンVへ変換されて、LHC IIからPS IIへの励起エネルギーの移動が回復する。

働き、Z→A→Vの変換が起こる。このような脱エポキシ化による熱放散の程度はDPS (de-epoxidation state of xanthophyll cycle)として次のように表される。

$$DPS = (Z+A)/(V+A+Z) \quad (4-1)$$

このように、CO₂固定反応に対する光エネルギーの過不足状態(図4-3, PPFD>PかPPFD≤P)をチラコイド膜内腔のpH変化によって感知し、速やかにキサントフィルサイクルの組成を変換して、LHC IIで吸収した光エネルギーを熱として逃すか(PPFD>Pのとき)、反応中心P680へ伝達して光化学反応に使うか(PPFD≤Pのとき)、その割合を制御している。このような制御機構によって、絶えず変動する光環境のもとでも、光順化した植物は強光傷害を受けることなく、迅速に対処することができるのである(図4-3C)。強光条件下で、LHC IIが吸収した光エネルギーのうち熱によって放散される

割合が多くなる (DPS が増大する) と、光化学反応に使われる割合が減少するので、PS II の量子収率が低下する。PS II の量子収率は、生葉をそのままの状態、クロロフィル蛍光から容易に測定できるので、PS II の活性や、PS II の熱放散の割合の指標としてよく使われている。最大量子収率 F_v/F_m は、暗順化して電子 e^- の流れがなくなり PS II の反応中心 P680 がすべて反応可能な状態のときに、吸収した光量子のうち光化学反応に使われる割合である。これに対して、実際の PS II の量子収率 F_v'/F_m' は、光を受けて光化学反応が進んでいる状態で、反応中心は部分的に還元されて閉じており、過剰な光エネルギーを熱放散しているときのもので、 F_v/F_m よりも低い値をもつ。生育期間中の健全な葉の F_v/F_m は約 0.8 であり、0.7 以下になると強光障害を受けているといわれる。

4.5 生育期間中の強光に対する防御機構

生育期間中、晴れた日の日中には、日向の植物は光合成による CO_2 固定に必要な量以上の光エネルギーを吸収しているのが通常である。どのように高い光合成能力をもっている、日中、葉に吸収される $1000 \sim 1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ もの光エネルギーをすべて CO_2 固定に利用できる能力をもつ植物種はない (図 4-2 参照)。そのため、強光条件下で生育している植物は、毎日、定期的にキサントフィルサイクル色素の組成を変化させて光エネルギーを熱放散させることで、過剰な光エネルギーによる致命的な傷害から葉を防御している。図 4-5 は、アメリカ・コロラド ($40^\circ 00' \text{N}$ 、標高 1730 m) におけるニシキギ属の常緑低木 *Euonymus kiautschovicus* のキサントフィルサイクルによる熱放散の程度 DPS と、PS II の量子収率 F_v'/F_m' の日変化の例を示している (Verhoeven et al. 1998)。7 月の生育期間中には夜明け前のキサントフィルサイクルの色素系は、ほとんどが V である (DPS は低い) が、日の出後、太陽高度が高まるとともに、 $V \rightarrow A \rightarrow Z$ の変換が起こって DPS が増大し、

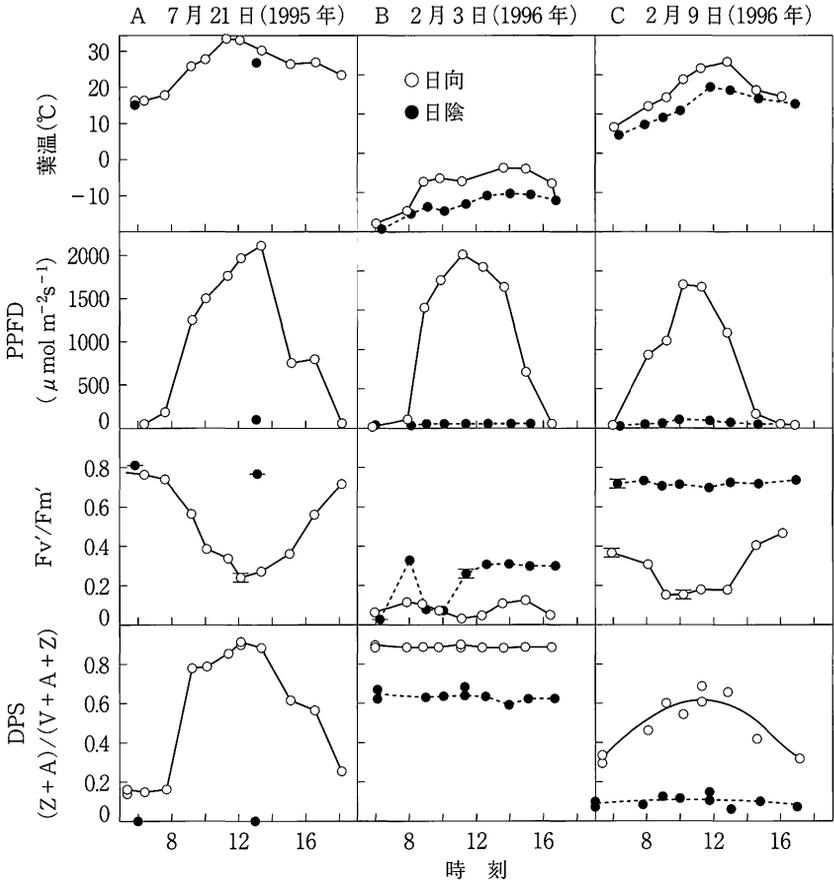


図4-5 常緑低木・ニシキギ属の *Eunymus kiautschovicus* における PS II の量子収率 F_v'/F_m' とキサントフィルサイクルの熱放散状態 DPS の日変化。アメリカ合衆国・コロラドの標高 1730 m での測定結果。A: 夏の晴れて気温 30°C 近い日。正午近くの●印は、日陰の葉では F_v'/F_m' が日中も減少せず、DPS は 0 であることを示している。B: 冬の晴れて寒い日。C: 冬の晴れて暖かな日。最大量子収率 F_v'/F_m' は、それぞれの日の夜明け前に測定した F_v'/F_m' の値。Verhoeven et al. (1998) を一部改変。

昼には熱放散の割合は最大となった(図 4-5A)。午後には逆に、太陽光が減少するのに伴い Z→A→V の変換が起こって DPS は減少し熱放散は解消した。PS II の量子収率 Fv'/Fm' は、キサントフィルサイクルの色素組成の変化(DPS)に伴って日変化し、夜明け前の DPS が低いときには約 0.8 と高い(最大量子収率 Fv/Fm に等しい)が、DPS が高い日中は低下し、正午付近には最低値に達した後、午後には回復した。日中の Fv'/Fm' の低下は、LHC II に吸収された光エネルギーがキサントフィルサイクルの Z+A によって熱放散されたためである。このように日中の過剰な光エネルギーを熱放散させることで、光化学系へのエネルギー伝達を安全な低いレベルに抑えている。強光に順化している植物は、生育期間中は、このような規則的な熱放散の日変化を繰り返しているのが普通である。一方、過剰な光エネルギーを受けない日陰の葉では、ニシキギ属 *E. kiautschovicus* でみられるように、日中も熱放散は増加せず、DPS は低いままで、 Fv'/Fm' は約 0.8 の高い値が保たれる(図 4-5A)。

4.6 冬季の強光に対する防御機構

冬には、低温と成長停止によるシンク能力の低下のために、CO₂ 固定速度が低下するので、より多くの過剰エネルギーが生じ、強光ストレスが高まりやすい。生育地の冬の寒さや強光ストレスの程度に応じた防御機構をもつことのできる植物だけが、常緑葉を無事に越冬させることができる。

温帯の比較的穏和な条件下では二年生草本や冬野菜は、冬も成長を続けて活発な光合成を行うことができる(Verhoeven et al. 1999)。アオイ科の二年生草本 *Malva neglecta* は、コロラドで冬でも比較的暖かな日には、夏と同じようにキサントフィルサイクルの熱放散機構により、DPS と Fv'/Fm' が日変化をしており、夜間には熱放散は解消して、DPS は低下し、 Fv'/Fm' は 0.8 まで回復した(図 4-6)。ただし夜間に氷点下に冷え込む日には、

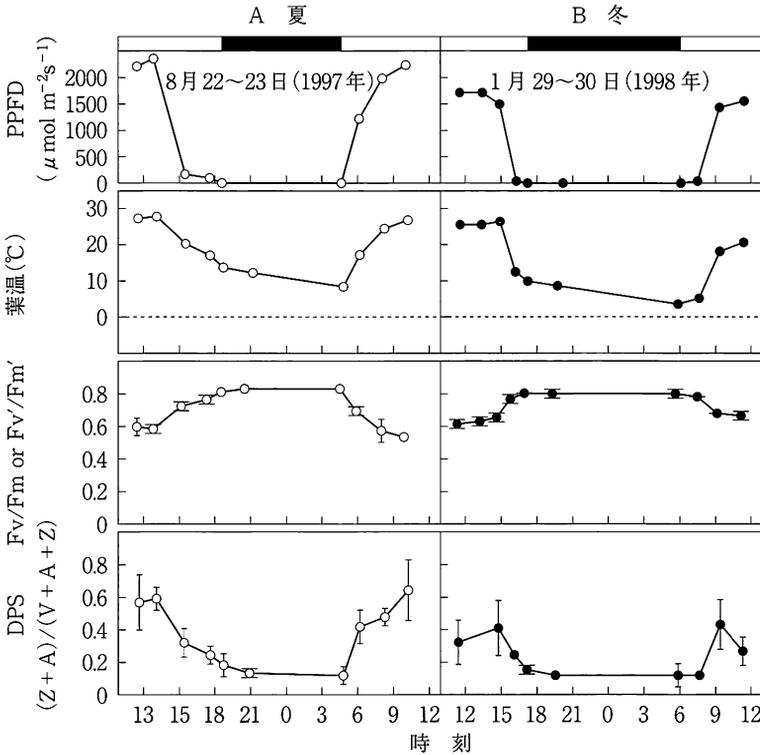


図4-6 アオイ科の二年生草本 *Malva neglecta* における PS II の量子収率 (Fv'/Fm' , Fv/Fm) とキサントフィルサイクルの熱放散状態 DPS の日変化. アメリカ合衆国・コロラドでの測定結果. 一番上の黒いバーは夜間の暗黒条件を示す. A: 夏, B: 冬. Verhoeven et al. (1999) を一部改変.

日中に増加した DPS は夜間も高いままで、 Fv'/Fm' も回復せず、高い熱放散状態を保っていた(図4-7)。これらの冬植物は冬季にも日々の気温の高低に応じて柔軟に、キサントフィルによる熱放散機構を制御して、強光による傷害を受けることなく光合成を行うことができる。そして夏と同様に、キサントフィルサイクルの組成の変換は、チラコイド膜の内外の ΔpH によって制御されている。

先に述べた(4.5 参照)ニシキギ属の常緑低木 *E. kiautschovicus* では、冬季の熱放散の反応は日向と日陰の葉とで異なっていた(図4-5B, C)。日陰の

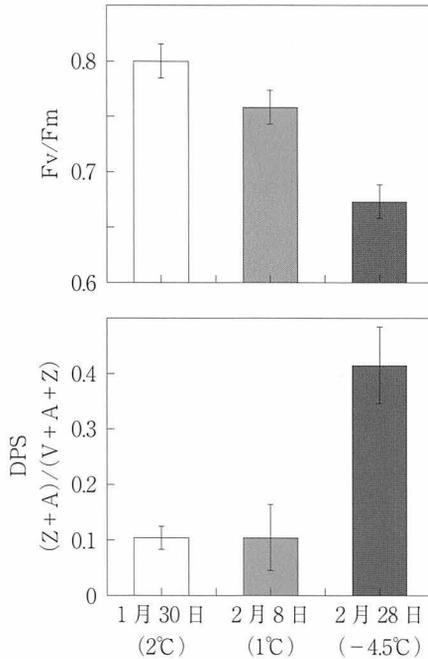


図4-7 アオイ科の二年生草本 *Malva neglecta* における冬季の夜明けの最大量子収率 F_v/F_m とキサントフィルサイクルの熱放散状態 DPS. 夜間の温度が異なる3日分の測定値(平均値±標準偏差). 夜間の気温が氷点下になると F_v/F_m は低く DPS は高く、夜間も熱放散状態が解消しないことを示している. Verhoeven et al. (1999) を一部改変.

葉は、日中も強光を受けることがなく、冬としては暖かな日には、夏と同様に一日中 DPS は低く、 F_v'/F_m' も約 0.7 の高い値を保っていた(図4-5C). しかし、日中も -10°C の低温が続く日には、一日中 DPS は高く、 F_v'/F_m' も低下し、日向の葉と同様にキサントフィルサイクルによる熱放散が増大した(図4-5B). このように日陰の葉では冬植物と同じように暖かな日には CO_2 固定を行い、キサントフィルサイクルによる熱放散を気温に応じて柔軟に制御しており、チラコイド膜内外の ΔpH によってキサントフィルサイクルの色素の組成変換が行われている. これに対して冬の日向の葉では、暖か

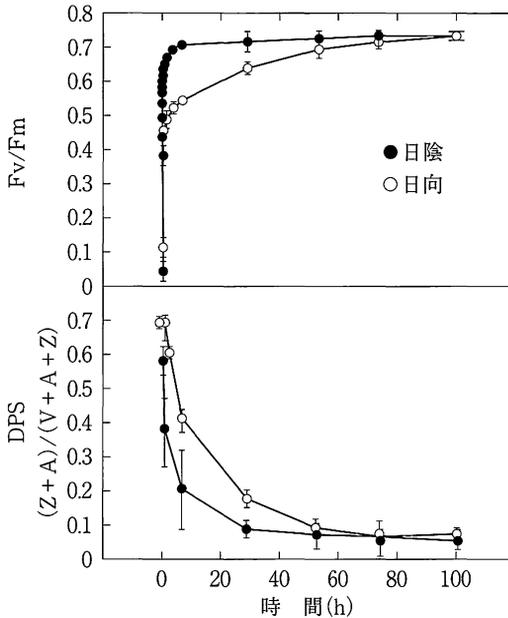


図4-8 冬季に野外で生育しているニシキギ属の常緑低木 *Eunymus kiautschovicus* を夜明け前に採取して室温に移したときの最大量子収率 F_v/F_m とキサントフィルサイクルの熱放散状態 DPS の回復過程. 採取した1996年1月26日の夜間の最低気温は -14°C と低く, 図4-5Bで示したように夜明け前の熱放散状態は日向・日陰のサンプルともに高い状態であった. 平均値に標準偏差をつけて示す. Verhoeven et al. (1998)を一部改変.

な日でも一日中 DPS の値は高く, F_v'/F_m' も低く, 高い熱放散状態が続いていた(図4-5C). 日向と日陰の違いは, -14°C の野外から葉を採取して弱光下の室温に移した時の変化からも, より明確に理解できる(図4-8). 日陰の葉では1分後には急速に F_v/F_m の増加と DPS の減少がみられ, 1時間後には熱放散はほぼ解消した. これに対して, 日向の葉では回復が遅れ, 熱放散状態が続き, 完全に回復したのは100時間後であった. このことは, 日陰の葉ではキサントフィルサイクルの熱放散はチラコイド膜内外の ΔpH によ

表 4-1 初冬と厳冬期におけるポンデローサマツ (*Pinus ponderosa*) の気温変化に対する光化学系反応中心の熱放散の順化能力の違い. 11月 2~4日に最低気温が $-8 \sim -13^{\circ}\text{C}$ と冷え込んだ後, 11月 5~8日に $-1 \sim 1^{\circ}\text{C}$ と暖かな日が続ぎ, 特に11月 9日朝の最低気温が 10°C と暖かいと, 熱放散状態 DPS は解消し, 最大量子収率 F_v/F_m も回復した. しかし 1月 5~7日に最低気温が $-13 \sim -22^{\circ}\text{C}$ と寒い日が続いた後, 1月 8日から15日まで比較的暖かな日(平均の最低気温 -2°C , 1月 14日の最高気温 21°C)が続いても熱放散状態 DPS はあまり解消せず, 最大量子収率 F_v/F_m も回復しなかった. 平均値±標準偏差. Verhoeven et al. (1999)による.

	初冬		
	11月4日	11月9日	
気温($^{\circ}\text{C}$)	-5	12.2	
F_v/F_m	0.50 ± 0.04	0.72 ± 0.11	
$\text{DPS}(Z+A)/(V+A+Z)$	0.63 ± 0.02	0.14 ± 0.01	

	冬季		
	1月7日	1月9日	1月15日
気温($^{\circ}\text{C}$)	-11	1.1	0.1
F_v/F_m	0.08 ± 0.04	0.22 ± 0.11	0.31 ± 0.11
$\text{DPS}(Z+A)/(V+A+Z)$	0.92 ± 0.02	0.78 ± 0.01	0.46 ± 0.01

り制御されているために, 迅速な反応が起こったが, 日向の葉では, ΔpH に依存しない別の機構によって制御されていることを示している. 冬季に寒冷な地域で, このように ΔpH に依存せずに高い熱放散状態を維持することは, 氷点下の朝に凍結した葉が太陽光を受けても過剰なエネルギーを吸収せずに, 一日中, 強光ストレスから防御されるという利点がある.

このような, 冬季の ΔpH に依存せずにキサントフィルサイクルによる熱放散状態を長期間にわたって維持できる機構は, 低温条件下で強光を受けることによって, アンテナクロロフィルの PsbS タンパク質の蓄積などにより, 順化・誘導されると考えられている. 冬季に高い熱放散状態を長期間維持す

る機構は、秋から冬への植物の順化の過程で徐々に作られていくといわれている (Verhoeven et al. 1999). ポンデローサマツ (*Pinus ponderosa*) は、11月初旬にはまだ、気温の変動に応じて柔軟に熱放散のレベルを変化させており、氷点下になる夜が続くと、夜明け前にも高い熱放散状態をとった (DPS は高い) が、その後数日間、暖かな夜が続くと熱放散状態は解消した (DPS は低下, 表 4-1). しかし、1月になると熱放散状態は気温変化の影響を受けなくなり、一週間にわたって 0°C 前後の比較的暖かな夜が続いても熱放散状態が解消することはなく、PS II の最大量子収率 F_v/F_m も低いままであった.

4.7 高緯度地方・亜高山帯での 強光ストレスへの防御機構

氷点下の気温が半年近く続く亜高山帯や亜寒帯など、冬季の環境がより厳しい地域では、常緑樹の光合成は完全に停止し、強光ストレスがさらに増大し、キサントフィルサイクルによる熱放散だけでは、常緑葉を過剰な光エネルギーから防御するのに不十分となる. 寒冷地のマツ科針葉樹の多くは、PS II 反応中心の D1 タンパク質を選択的に分解・減少することで、PS II 反応中心の活性を著しく低下させて、電子伝達系や PS I へのエネルギーの伝達を抑えて、細胞を強光傷害から防御している (図 4-3C). D1 タンパク質の分解は、PS II 反応中心内部で生成された活性酸素によって引き起こされる. D1 タンパク質は損傷を受けて壊れやすいが、速やかに再合成も行われ、常に分解・再生を繰り返しているといわれている. 冬季には、分解速度が再生速度を上回るために、反応中心 D1 タンパク質量が減少するのである.

スウェーデン・ウメア (63°50' N) のヨーロッパアカマツ (*Pinus sylvestris*) で、冬季の低温・強光ストレスに対する防御機構が、初秋の9月から構築されていく様子が図 4-9 に示されている (Ottander et al. 1995). 11月から3月までの5か月間は、ほぼ一日中氷点下の気温が続く (図 4-9A), 特に2~4

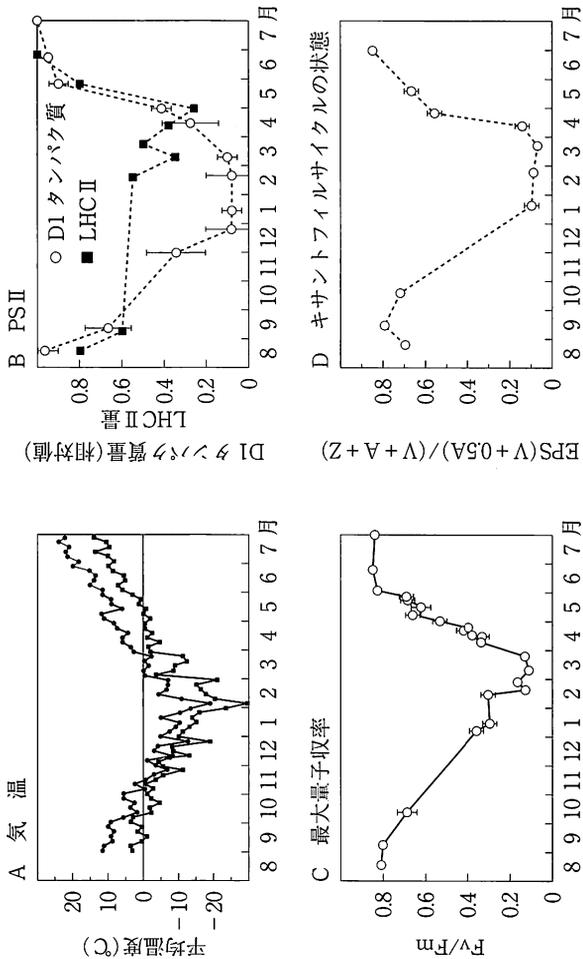


図4-9 高緯度地方の冬季の低温・強光ストレスに対する常緑針葉樹の光化学系の順化。スウェーデンにおけるヨーロッパアカマツ (*Pinus sylvestris*) での光化学系の特性の季節変化で示す。A: 最高, 最低気温の5日平均値, B: 光化学系II反応中心のD1タンパク質とアンテナクロロフィルLHC IIの量の相対値, C: 最大量子収率Fv/Fm, D: キサントフィルサイクルの熱放散状態 $EPS(V+0.5A)/(V+A+Z)$ 。ここではキサントフィルの状態が熱放散状態でなく, LHC IIからPS IIへの励起エネルギーとして使われる状態としてEPS(epoxidation state of xanthophyll cycle)を用いているので, DPSとは逆にEPS値が小さいほど熱放散状態であることを注意。B~Dの値は平均値に標準偏差をつけて示す。Ottander et al. (1995)を一部改変。

月は太陽高度が高まり、積雪からの反射も加わるので、低温・強光ストレスが厳しい時期となる。9月にはすでに、成長停止とともに耐凍性獲得の順化が始まるが(2.3参照)、同時に低温・強光ストレスに対する防御機構も形成され始める。PS IIの反応中心D1タンパク質の減少、アンテナクロロフィルLHC IIの減少(図4-9B)やクロロフィルの減少が始まって光エネルギーの吸収を抑制し、PS IIの最大量子収率 F_v/F_m も減少し始める(図4-9C)。それに続いて、アンテナクロロフィル色素(ルテインやキサントフィルサイクル)とアンテナクロロフィルに結合したPsbSタンパク質が増加し、キサントフィルサイクルによる熱放散(DPS)も増加し(EPSは減少)、高い熱放散状態が継続する(図4-9D)。このような方法を用いてもPS IIで強光を防御しきれない場合には、PS Iで活性酸素が発生することがあるが、密着している酵素により速やかに無害化される。このように、長期間にわたって凍結した状態が続く地域では、受光量の減少、反応中心タンパク質の減少、熱放散の増加などが同調して作用し、厳しい冬季のストレス下で防御体制を作り上げ、常緑葉を過剰な光エネルギーによる損傷から守っている。秋から冬への低温順化と強光順化とが同調して進むことから、耐凍性や細胞外凍結に対する耐乾性と(2.3, 2.5参照)強光に対する防御システムが関連している可能性も指摘されている。

5月に入って気温が一日中氷点下に下がることがなくなると、 F_v/F_m 、D1タンパク質量、DPSなどがいっせいに回復し熱放散は解除され、光エネルギーを吸収して光合成を行う体制へと速やかに変換する(図4-9A~D)。

4.8 日本での事例

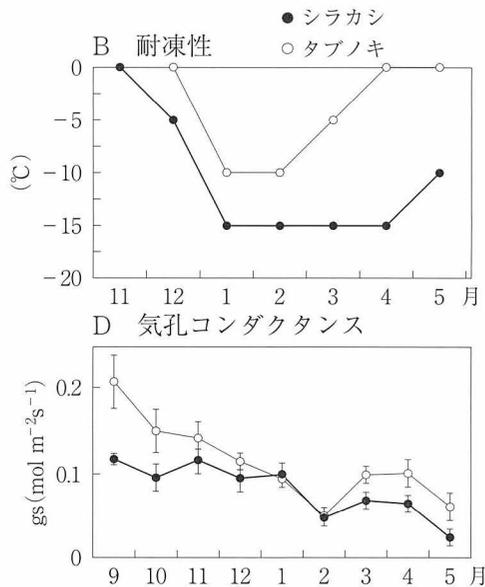
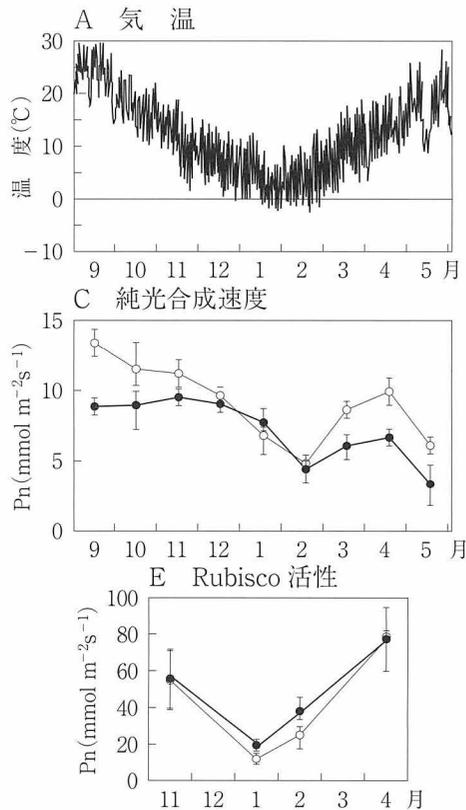
わが国の常緑樹はどのように冬の低温・強光ストレスから葉を防御しているのだろうか。実際に野外で越冬している樹木についての研究はまだ少ないが、その中から暖温帯の照葉樹とスギ、亜高山帯森林限界の常緑針葉樹につ

いての事例を紹介しよう。

(1) 照葉樹

房総半島北西部の千葉県船橋市 35° 41' N の東邦大学キャンパス内のシラカシ (*Quercus myrsinaefolia*) とタブノキ (*Machilus thunbergii*) の冬季の気温と生理特性についての測定結果を図 4-10 に示してある。2007~08 年冬季の気温は 1, 2 月が最も低く、最低気温はしばしば 0°C 前後まで低下し、2 月 16 日の -2.2°C がこの冬の最低値であった(図 4-10A)。この期間は、最高気温も 5°C 以下の日が続いた。秋から冬への気温の低下に伴って、両種ともに耐凍性が高まり、1, 2 月の葉の耐凍度はシラカシで -15°C、タブノキで -10°C に達した(図 4-10B)。シラカシは関東地方を代表する照葉樹で耐凍性が比較的高く、一方タブノキは海岸付近に分布し、照葉樹の中では比較的、耐凍性が低いといわれている。晴れた日の純光合成速度 Pn は、両種とも 1 月から 2 月にかけて減少し、最低値を示した 2 月には、9 月の 40~50% まで低下した(図 4-10C)。純光合成速度 Pn の低下は、1, 2 月の低温条件が、気孔閉鎖(図 4-10D、気孔コンダクタンスの低下)と CO₂ 固定系の酵素 Rubisco 活性の低下(図 4-10E)を引き起こしたためである。11 月と 2 月の快晴の日の PPFD はほぼ等しいが、気温は約 10°C ほどの差がある(図 4-11)。日中 1000~1200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ の PPFD を受けても、11 月には気温が 15°C まで上昇し、高い Pn (約 10 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) を保っていたが、2 月の昼前後の気温は 7°C と低く、Pn は 4~5 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ まで低下した。2 月の状態が、前述した(4.1 参照) PS II に入射する光エネルギーと CO₂ 固定系で使われるエネルギーとがアンバランスとなりやすい典型的な状況である(図 4-3B)。11 月に比べて 2 月には、同じ光エネルギーが入射した状態で、約半分の CO₂ 固定しか行っていないので、残りの光エネルギーは安全な形で処理されなければ、葉は損傷してしまう。そこで、PS II の活性を示す最大量子収率 Fv/Fm (図 4-12A) に注目すると、冬に向かって Pn の減少とともに Fv/Fm は減少し、2

図 4-10 房総半島における照葉樹の冬季の耐凍性と光合成特性. シラカシ (*Quercus myrsinaefolia*) とタブノキ (*Machilus thunbergii*) について 2007~2008 年冬季の変化を測定した結果. A: 気温, B: 葉の耐凍度, 凍結温度に 24 時間おいた後に傷害のでない最低温度で示す, C: 晴れた日中の純光合成速度 Pn, D: 光合成測定時の気孔コンダクタンス gs, E: Rubisco 活性, 飽和光下 (PPFD 1200 mol m⁻² s⁻¹) で葉内 CO₂ 濃度-光合成曲線を作成し, CO₂ 濃度に律速されない純光合成速度 Pn を最大カルボキシレーション速度として推定値を求め, Rubisco 活性とみなしたものの. C~E の値は平均値に標準偏差をつけて示す. 山崎・鎌田(未発表).



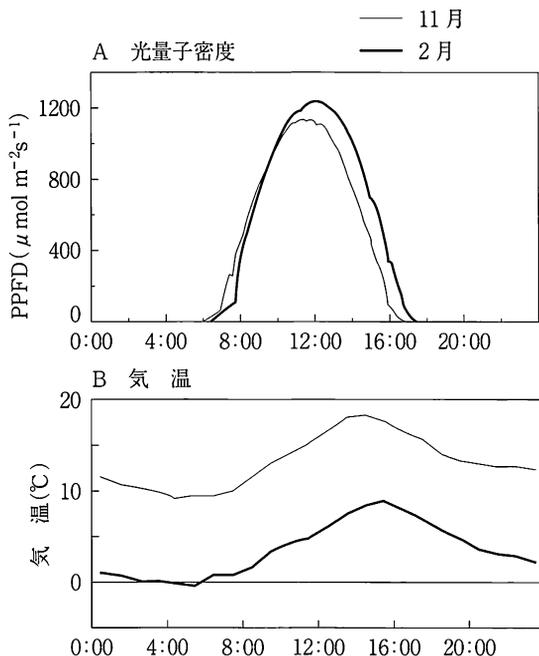


図4-11 常緑葉が冬季に低温・強光ストレスを受けやすいことを示す例として11月と2月の光子密度PPFDと気温の日変化を示す。晴れた日の11月と2月のPPFDはほぼ等しいが、気温は2月のほうが低く、PPFDが最大となる正午前後でも気温は5 $^{\circ}\text{C}$ 以下に過ぎない。図4-10の測定を行った際のデータによる。山崎・鎌田(未発表)。

月には約0.5の最低値まで低下しており、PS IIの活性が低下して光化学反応に使われる光エネルギーの割合が減少していることがわかる。この時、LHC IIのキサントフィルサイクルの色素量は増加し(図4-12B)、熱放散状態を示すDPS値は夜間も高いままに保持されており(図4-12C)、PS IIの活性Fv/Fmの低下は、LHC IIにおける熱放散によるものであるといえる。この熱放散によって、1~2月のPnの低下に伴う過剰な光エネルギーをPS IIから安全な形で放散しているのである。一方、PS IIの反応中心D1タンパク質含量は1~2月にも減少することはなく、照葉樹の分布域での冬

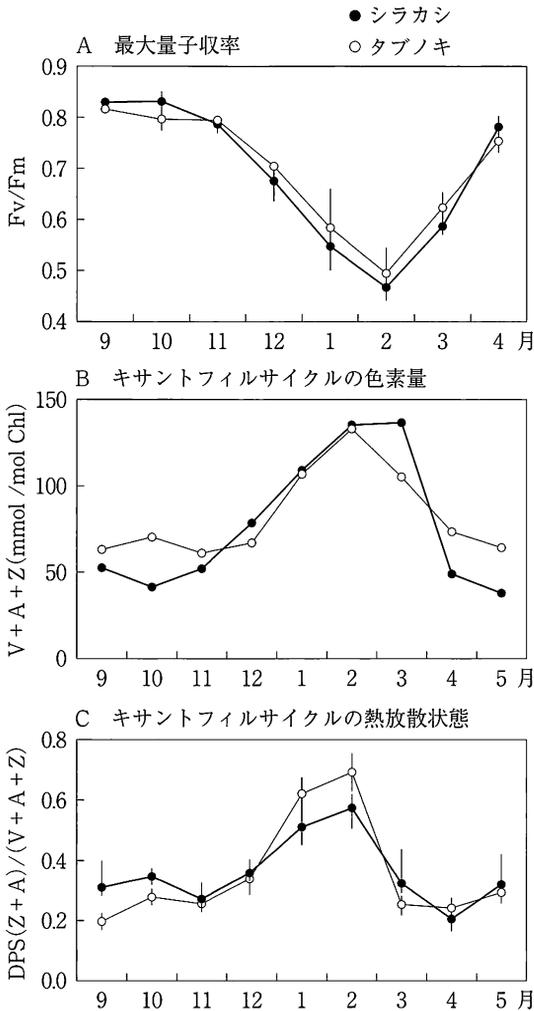


図 4-12 房総半島における照葉樹の光化学系の季節変化. シラカシ (*Quercus myrsinaefolia*) とタブノキ (*Machilus thunbergii*) について, 図 4-10 で示した光合成特性の測定と同時に行った光化学系についての測定結果 (平均値 ± 標準偏差) を示す. A: 最大量子収率 F_v/F_m , B: キサントフィルサイクルの色素量 ($V+A+Z$), C: キサントフィルサイクルの熱放散状態 $DPS(Z+A)/(V+A+Z)$. 山崎・鎌田 (未発表).

季の低温・強光ストレスはキサントフィルサイクルの熱放散によって防御できる程度のものであるということが出来る。

このように照葉樹は0~5°Cの低温が続く1~2月にも低いながらも光合成を行っており、この時に受ける過剰な光エネルギーから光合成系を防御するために、秋から冬にかけて低温順化し、熱放散による防御体制を構築していることがわかった。ただし房総半島は、東アジアにおける常緑広葉樹の分布域としては北限に近いものの(1.1, 1.2参照)、本州における北限である東北地方の海岸地域や、東北地方南部の内陸域に比べれば、冬の環境はかなり温暖であるといえる。実際の北限域の宮城県から岩手県南部では、冬季に照葉樹の葉が枯損する様子が報告されており(平吹 2007)、ここでは前述したエンボリズム(3.4参照)とともに、低温・強光ストレスも作用している可能性がある。また、比較的温暖な関東地方南部でも、海沿いの風衝地では照葉樹の葉が冬季に枯損することがあり(図4-13口絵参照)、強風により葉温が下がってPnがさらに低下し、キサントフィルサイクルによる熱放散だけでは、過剰な光エネルギーを放出しきれず、活性酸素による障害を受けている可能性も考えられる。

(2) スギ

暖温帯・常緑針葉樹のスギ(*Cryptomeria japonica*)では、太陽光にあたる側の葉が、冬季に褐変化する様子がみられる(図4-14口絵参照)。この褐変化は、損傷を受けているのではなく、赤色のロドキササンチン色素が蓄積して、過剰な光エネルギーを吸収し、光合成系を保護している順化現象である(Han et al. 1999, Han et al. 2003, 向井 2004)。スギも冬季には純光合成の低下に伴い、光化学系Ⅱの活性Fv/Fmは低下し、キサントフィルサイクルのDPSは増加し、熱放散による防御機構が働いている(図4-15A, B)。一方、ロドキササンチンは1月から3月にかけて増加し、最大となる3月にはDPSは減少する(図4-15B, C)。これは、ロドキササンチンがゼアキササンチンZ

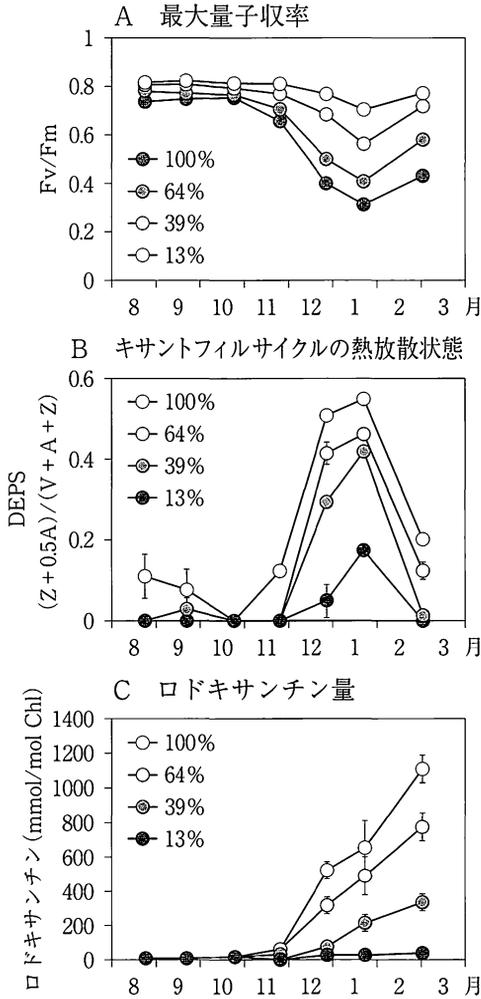


図4-15 スギの針葉におけるロドキサニンの蓄積と光化学系の特性の季節変化。A: 最大量子収率 F_v/F_m , B: キサントフィルサイクルの熱放散状態 $DEPS (Z+0.5A)/(V+A+Z)$. DEPS は DPS に比べて、分子の A に 0.5 をかけている点が異なる。C: ロドキサニン蓄積量. 向井(2004)を一部改変.

から生成されるため、DPSが減少しても、その減少分の過剰な光エネルギーはロドキサントニンによって吸収される。光強度を変えてスギの苗木を生育させると、強光条件下ほどロドキサントニンの蓄積量は増加し、Fv/Fmは低下する(図4-15A, C)。スギの他にも、スギ科、ヒノキ科、メタセコイア科などの針葉樹では、ロドキサントニンによる強光緩和機構をもつが、マツ科針葉樹はもっていない。なお、春の芽吹きの際に、葉が赤い樹種がある(例えば、カエデ類、アカメガシワなど)が、これはまだ光合成系での強光に対する防御機構が整っていない若い葉で、表皮細胞に蓄積するアントシアニン色素が過剰な光を吸収する働きをしているためといわれている。

(3) 樹木限界のオオシラビソ

冬季に厳しい低温・強光ストレスにさらされる高緯度地方の亜寒帯常緑針葉樹では、キサントフィルサイクルによる熱放散だけでは十分でなく、PS IIの反応中心の破壊によって光の吸収を抑制して、過剰な光エネルギーから光合成系を保護していた(4.7参照)。温帯の亜高山帯では、冬季の太陽高度はより高く日射が強いので、低温・強光ストレスは亜寒帯よりもさらに厳しい可能性がある。特に樹木限界付近では樹木が散在しているので日当たりが良いうえ、強風や乾燥などのストレスと複合して作用することも考えられる。そこで北アルプス南端に位置する乗鞍岳(長野県、36° 61' N、標高 3026 m)東斜面の樹木限界(標高 2500 m)において、オオシラビソ(*Abies mariesii*, アオモリトドマツ)に対する冬季の低温・強光ストレスの作用について検討してみた。

本州中部・東北地方の日本海側の山域は世界でも有数の多雪地帯として知られている。北アルプス南端にある乗鞍岳の樹木限界でも12月中旬から2月にかけては冬型の気圧配置で降雪が続き、積雪が深まる。最深積雪は3月末に4 m以上に及ぶ。冬季の積雪面の上と下とでは、オオシラビソの樹型が対照的に異なっている(図4-16口絵参照)。積雪面の上では偏形化し、枝

もまばらで損傷が目立つが、積雪面の下では枝・葉の密度が高くよく茂っている。積雪面の上で越冬した枝は、3月末～4月初めにシュートの裏面の針葉がいっせいに褐変し、この針葉は初夏までに枯れて落葉する(図4-17 口絵参照)。これに対して、積雪面の下では針葉が損傷することはない。このことから、オオシラビソは冬季に雪に埋まることで森林限界の様々な環境ストレスから保護されるが、積雪面より上に伸長した部位は冬季の環境ストレスによって損傷し、正常な成長ができずに偏形化することがわかる。

樹木限界における常緑針葉樹が冬季に枯損する原因として、まず考えられるのは前述した冬季の乾燥(3.5参照)であろう。ロッキー山脈の樹木限界におけるエンゲルマントウヒヤアルプスモミ(Hadley & Smith 1986)、富士山樹木限界のカラマツ(Maruta 1996)、それに八ヶ岳の風衝地のシラビソでは、冬季の乾燥ストレスがシュートの枯損現象の主な原因であった。ところが、乗鞍岳・樹木限界のオオシラビソでは積雪面より上のシュートでも、針葉が致死含水量まで低下することはない。しかも春先に褐変化するシュートの裏側の針葉も、表側に比べて含水量に違いはみられなかった。乗鞍岳が日本海型気候のもとにあって、12～2月の間は降雪の日が多いために、土壤凍結の期間中にクチクラ蒸散で失う水分量が少なく、針葉の含水量が致死的なレベルまで低下することはないためと考えられる。すると次に考えられる枯損の原因としては、低温・強光ストレスがあげられる。

秋から12月にかけて気温の低下とともに、樹木限界のオオシラビソでは針葉の最大量子収率 F_v/F_m は低下した(図4-18C)。12月まではまだ積雪は1mほどで、オオシラビソの葉が雪に埋まることはない。そのため、12月には積雪面の上・下いずれのシュートの針葉も F_v/F_m の低下は約0.4程度で差はない(図4-18C)。しかし12月末からは積雪が増えて高さ3m以下にあるシュートは雪に埋まって強光から保護される。3～4月初めには F_v/F_m は最低値となるが、この時、雪の上にある針葉の F_v/F_m は非常に低く、0.05以下まで低下するのに対し、雪の下の針葉では0.2付近までの低下にと

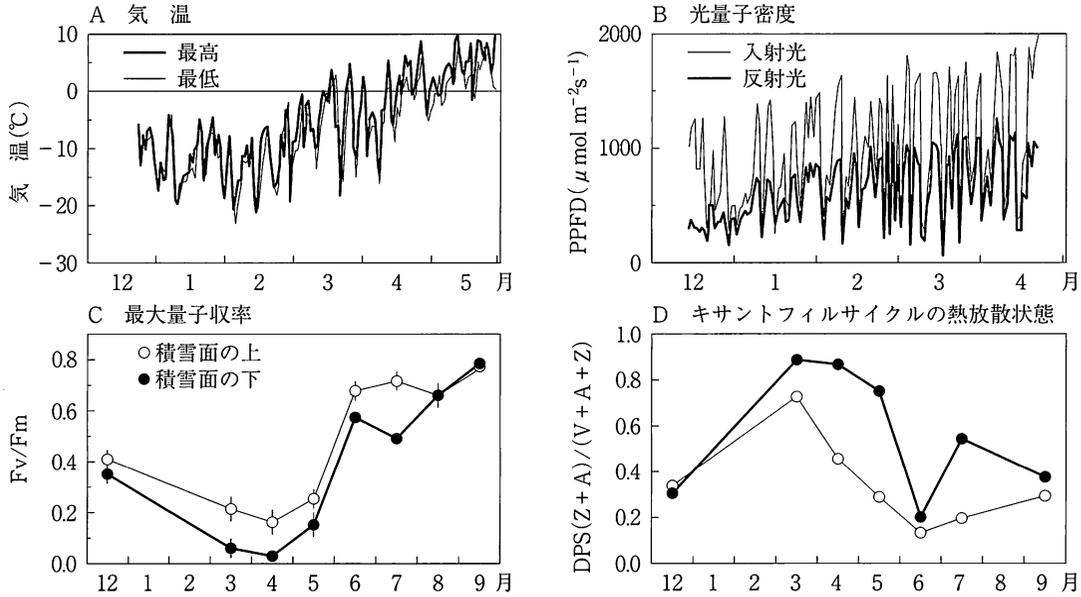


図4-18 乗鞍岳樹木限界(標高 2500 m)における 1999~2000 年冬季の環境要因とオオシラビソの針葉の光化学系の変化。A: 気温, B: 太陽光の光子密度 PPFD と雪面からの反射光の PPFD, C: 最大量子収率 F_v/F_m , D: キサントフィルサイクルの熱放散状態 DPS. 平均値±標準偏差で示す. Yamazaki et al. (2003)を一部改変.

どまった。雪の上の針葉が、厳冬期に太陽光を受けることで、著しく F_v/F_m が低下するのは、過剰な光エネルギーから光合成系を保護するための順化である。この時、DPS も高く、過剰な光エネルギーを熱放散しやすい状態を保っていることがわかる(図4-18D)。フロンテクロロフィルに結合して

熱放散を促進する PsbS タンパク質量も、雪の上の針葉では3~5月に多い。反応中心 D1 タンパク質も雪の上の針葉では3月から5月にかけて分解し、光エネルギーの吸収がほとんど抑制されている。このように、亜高山帯針葉樹のオオシラビソも、前述(4.7参照)の亜寒帯針葉樹と同じように、厳しい冬の期間をキサントフィルサイクルによる熱放散と、反応中心 D1 タンパク質の破壊によって著しく Fv/Fm を低下させて強光ストレスから常緑葉を保護していることがわかった(Yamazaki et al. 2003, 2007)。積雪面の上と下では、初冬の12月までは低温・強光ストレスに対する順化は同じように進んだが、雪の上の針葉では厳冬期に過剰な光エネルギーに対する防御体制が著しく強化されるのに対し、この時期に雪に埋まって保護される部位の針葉では、防御の程度は幾分低く、低温・強光ストレスのレベルにあわせて順化が行われているといえることができる。

日本海型気候の乗鞍岳でも、3月になると移動性高気圧に覆われて晴れる日が多くなる。この頃、日中も氷点下の低温でありながら(図4-18A)、すでに日射は強く、特に積雪面の上にあるオオシラビソのシュートは、積雪面からの強い反射光も受ける(図4-16B 口絵参照, 4-18B)。そのため、3~4月初めの春先が最も低温・強光ストレスを受けやすい時期と考えられ、十分に順化したはずの防御機構をもってしても、何らかの原因でそれらが十分に機能しないと、常緑葉は枯死に至るような損傷を受ける危険性がある。オオシラビソのシュートの裏面の針葉の褐変が強光によるものであるかどうかを確かめるために、オオシラビソのサンプルを持ち帰って、低温下で強光照射を行ってみた。その結果、次のようなことがわかった(表4-2)。①12月のサンプルでは、いずれも低温・強光に対する防御機構をもっていた。②3月になると森林限界の積雪面より上から採取したサンプルのうち、シュートの裏面の針葉だけが低温下で2時間強光を照射すると一部が褐変枯死し、越冬中に防御機構が失われたことを示した。③4月初旬の採取時には、森林限界の積雪面より上では、ほとんどのシュートの裏面はすでに褐変しており、やが

表4-2 乗鞍岳樹木限界で春先に積雪面より上のオオシラビソの針葉の裏面が褐変化する原因を明らかにするための実験結果。それぞれの月に採取し、シュートを氷上にのせて冷やしたまま強光($1200 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)を表面または裏面に2時間照射した後、室温・弱光下($50 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)で2週間回復させた。針葉の最大量子収率 F_v/F_m から傷害の有無を判断した。表中の○は F_v/F_m が 0.7~0.8 まで回復したもの、×は回復しなかったものを示す。樹木限界の積雪面の上の針葉の裏面だけが、3月以降に強光感受性をもつことがわかる。

	強光照射				対照			
	12月	3月	4月	5月	12月	3月	4月	5月
樹木限界 2500 m 表	○	○	○	○	○	○	○	○
積雪面上 裏	○	×	×	×	○	○	×	×
樹木限界 2500 m 表	○	○	○	○	○	○	○	○
積雪面下 裏	○	○	○	○	○	○	○	○
亜高山帯 2100 m 表	○	○	○	○	○	○	○	○
裏	○	○	○	○	○	○	○	○

てほとんどが枯死し落葉した。④ 森林限界の積雪内や亜高山帯のサンプルでは冬の間中、防御機構は保持されており、低温・強光を実験的に与えても損傷を受けることはなかった。

3月下旬から4月上旬の森林限界の日射はすでに強く、雪面からの反射光によってシュートの裏面葉は、 $1000 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ に及ぶ光量子を受けている(図4-18B)。この時期に、防御機構を失った針葉が強光を受けて、何らかの損傷が生じたものと考えられる。積雪面の上の針葉では、 F_v/F_m の値が3~4月にごく低くなって、PS IIにおいて過剰な光エネルギーは、ほとんど電子伝達系に受け渡されることはないと思われるが、たとえわずかであっても CO_2 固定が休止している状態で発生した活性酸素が除去されずに、葉緑体や細胞に損傷が生じたものとみられる。裏面のみが損傷を受けたのは、生育期間中には裏面は弱光しか受けることはなく、強光に対する防御メカニズムが十分に備わっていなかったのかもしれない。通常は春の回復時まで保持される、強光に対する防御メカニズムが厳冬期に失われる原因については、まだ結論がでていないが、PS I の損傷や活性酸素除去酵素の活性が失われ

た可能性もある。この防御メカニズムは、積雪内や亜高山帯下部といった環境がより穏やかな条件では保持されるので(表 4-2)、森林限界での強風、低温、強光などの環境ストレスが複合的に作用して失われるものと考えられる。なお、オオシラビソのシュートの裏側が春先に褐変化する現象は、中部山岳域の多雪地の森林限界で広くみられるようである。東北地方のオオシラビソでは、樹氷が発達して強光から保護されるので、中部山岳域のようにいっせいに褐変化する現象はみられないようである。

以上みてきたように暖温帯と亜寒帯、亜高山帯における常緑樹は、それぞれの冬の環境下で起こりえる低温・強光ストレスに対して防御機構を備えて順化していたが、それでも分布の限界付近では、順化が十分に行えず、低温下で強光による損傷を受けている可能性が示された。

4.9 乾燥ストレスと強光ストレス

冬季に常緑葉が損傷を受けても、それが乾燥ストレスか強光ストレス、そのどちらによって引き起こされたのか、明確な判断を下すことが難しい場合が多い(3.4(2), 4.8(1)参照)。ここでは、亜高山帯のハクサンシャクナゲを例にとって説明しよう。

日本の常緑広葉樹の耐凍度は、ほぼ -15°C であるが、その中でシャクナゲ属だけは $-30\sim-40^{\circ}\text{C}$ に及ぶ強い耐凍度をもっている(2.1参照)。これに対応して、わが国におけるシャクナゲ属の分布域は、他の照葉樹に比べて高い標高域にある。ハクサンシャクナゲ(*Rhododendron brachycarpum*)は亜高山帯の低木で、富士山においては標高 2000~2600 m のシラビソ林やカラマツ林の林床を中心に生育しているが、樹木限界に点在する偏形化したカラマツの周辺にも生育している(図 4-19 口絵参照)。ハクサンシャクナゲの葉は、11月下旬頃から筒状に丸くなって、露出する葉面積を最小化して越冬する(図 4-20A, B 口絵参照)。これは、土壤凍結中の葉からのクチクラ蒸散を

防ぐため、あるいは強光ストレスから葉を守るためなどの仮説があるが、まだ確かなことはわかっていない。

シラビソ林やカラマツ林のハクサンシャクナゲは、春になると再び葉が開き、越冬中に損傷を受けることはない(図4-20C 口絵参照)。ところが、樹木限界のハクサンシャクナゲの多くは筒状になって露出した部分が褐変化し(図4-20D 口絵参照)、やがてその葉は枯れ落ちる。太平洋型気候の富士山では、冬季に積雪が少ないうえに晴れて乾燥した日が続くので、樹木限界のシャクナゲの多くは冬中、低温下で強光ストレスを受けるとともに、乾燥ストレスにもさらされるであろう。葉の露出した部分が褐変化したのは、どちらのストレスによる損傷なのだろうか？ 照葉樹の冬季の損傷についても(図4-13 口絵参照, 3.4(2), 4.8(1)参照), 同様にどちらのストレスが作用しているのかを判断するのは難しい。乗鞍岳・樹木限界のオオシラビソ針葉の枯損に対しては、乾燥ストレスの作用は緩和であったので、強光ストレスが作用しているものと推測した(4.8(3)参照)。ただし両者が複合して作用している可能性はある。今後、冬季に常緑葉に作用する乾燥ストレスと低温・強光ストレスについて、どちらがより致命的であるかについて判定手法を確立することや両者の相互作用を明らかにしていくことが望まれる。

第5章 まとめ

2~4章を通じて、1章で設定した問い「照葉樹と、冷温帯落葉広葉樹や亜寒帯・亜高山帯針葉樹との冬のストレスに対する耐性の違いはどのような点にあるのか」について述べてきた。それらをまとめると表5-1のようになる。照葉樹の耐凍度は $-7\sim-17^{\circ}\text{C}$ で、冷温帯以北の -20°C 以下に及ぶ冬季の冷え込みに耐えることはできない。また冷温帯のように冬季に数か月にわたって昼夜に凍結-融解を繰り返すような環境では、道管内のエンボリズムが進み水の通導が阻害され、2~3月まで水分供給が絶たれると常緑葉が乾燥枯死する危険がある。冬季の低温下において常緑葉に顕著な強光ストレスが作用している証拠はまだ得られていないが、照葉樹の最北限では生じている可能性もある。照葉樹に比べて、冷温帯落葉広葉樹の強みは、まず落葉することで、冬季のエンボリズムや強光ストレスの影響を受けないことである。そして照葉樹に比べると耐凍性が高く、 $-20\sim-40^{\circ}\text{C}$ までの凍結に耐えることができるので、より冷え込みの厳しい冷温帯に生育することが可能である。さらに、マツ科針葉樹は常緑葉をもっているにもかかわらず亜寒帯・亜高山帯の厳しい冬季のストレスに耐えることができる。マツ科針葉樹は仮道管をもつために、凍結-融解が繰り返されても、道管をもつ広葉樹のような重いエンボリズムが発生することはなく、冬季を通じて水の通導は確保される。耐凍性も高く、 $-30\sim-40^{\circ}\text{C}$ の凍結に耐えることができ、特にシベリアやアラスカに自生する樹種では -70°C 以下の耐凍度をもっている。また強光ストレスに対しても十分に順化している。このようにマツ科針葉樹は、常緑葉をもっていないながら、最も厳しい寒冷気候に適応できた種群である。

ここまでは、植生と気候の関係について、樹木がどのように冬を過ごすか、冬のストレスに対する樹木の適応能力に限って考えてきたが、それだけでも

表 5-1 各植生帯樹種の冬季のストレスに対する耐性及び順化の仕方をまとめたもの

	耐凍度(℃)	冬季の凍結—融解によるエンボリズム	冬季の強光阻害 量子収率Fv/Fmの低下
暖温帯常緑広葉樹 (照葉樹)	-7~-17	起きると葉は枯れる。起きない地域にのみ分布	キサントフィルサイクル色素の量・状態変化などで順化
冷温帯 落葉広葉樹	-20~-40	ほぼ起きているが、春に回復して開葉	落葉
亜寒帯・亜高山帯 常緑針葉樹	-40~-70以下	仮道管ではほとんど起きない	キサントフィルサイクルのほかに、D1タンパクの破壊などでも順化

上記のように幾つかの問題について答えることができた。酒井(1982)が、「植物の進化の歴史は、たび重なる気候変動、ことに低温、乾燥、季節性の激化に対する植物の適応の歴史でもあり、冬の植物の生活を理解しなければ植物を本当に理解したとはいえない」と述べているとおりである。今後はさらに、生育期間中の樹木の生活を考慮し、生態学の広い分野、光合成と物質生産、フェノロジー、繁殖、更新動態、種間関係など様々な側面からもアプローチすることで、より深い理解が進むだろう。そのための参考書を章末にまとめておいたので、ぜひ参考にしてほしい。

中でも、冬のストレスへの対応だけでは説明のつかない問題があった。それは、高緯度地域の森林の優占種がなぜ常緑針葉樹で、落葉広葉樹ではないのか、という問いである。耐凍性が高く、冬のエンボリズムの影響も受けない落葉広葉樹のカバノキ属(*Betula*)やハコヤナギ属(*Populus*)は、確かに高緯度地域に生育はしているものの、広い地域にわたって優占することは少ない。この問いに対しては、葉のコストと光合成生産量に関するモデルを用いて生育期間の長さや常緑性・落葉性について論じている菊沢(2005)の説が説得力をもつといえるだろう。このモデルは「葉の寿命は、葉を作るためのコストの元をとったうえで、植物個体の光合成生産を最大にするように決まっ

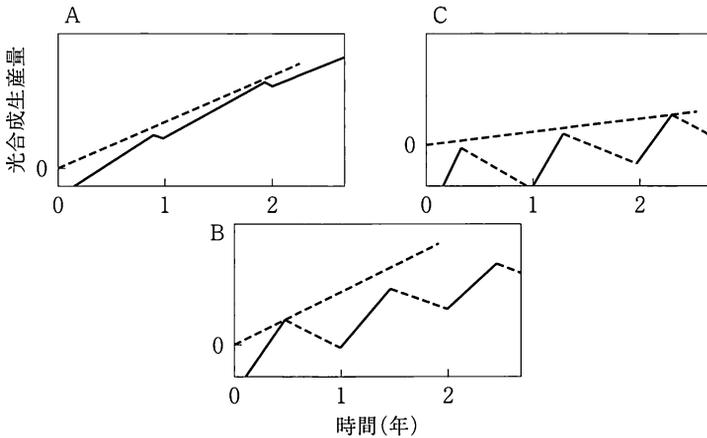


図 5-1 光合成好適期間の長さの変化と葉の光合成生産量を示す模式図。実線は光合成による生産量の増加を示し、点線は呼吸による減少を示す。原点からの接線(点線)が接する時点が、最適な葉の付け替え時期である。A：不適期間が短い場合は常緑葉が適している、B：不適期間が長くなると落葉が有利となる、C：さらに不適期間が長くなると1年以上葉を着けなければならない。菊沢(2005)による。

ている」との仮定に基づいている(Kikuzawa 1991)。緯度によって生育期間が変化することを考慮する場合は、図 5-1 に示すように、年間の光合成生産量から光合成に不適な期間の呼吸消費量を差し引いたうえで、同じように光合成生産量を最大にする葉寿命を求めることができる。その結果、図 5-1A で表されるように、不適期間が短いと呼吸消費量はわずかなので、翌年にコストを支払って葉をつけ替えるよりも、引き続き同じ葉を使って光合成生産を行うほうがよい場合が多くなる。これが熱帯から暖温帯に至る常緑広葉樹に相当する。実際、照葉樹では葉の寿命が2~4年の樹種が多く、厚くてコストのかかる葉を作って光合成能力を長期間にわたって維持している。これに対して、図 5-1B のように不適期間が長くなると、その期間の呼吸消費量が増大するので、新しい葉を作るためのコストをかけても、古い葉は落葉したほうがよいということになる。これが冷温帯落葉広葉樹に相当し、一シーズンだけ光合成能力を維持できればいいので、コストの低い薄い葉を作る。

さらに不適期間が長くなると(図5-1C), 一生育期間だけの生産量では葉を作ったときのコストを払い戻すことができないので, 元手をとるためにも, 二生育期間以上を必要とするようになる。この場合が, 亜寒帯や亜高山帯の常緑針葉樹に対応する。高緯度地域の厳しい冬を何回も耐えるためには, 葉に高いコストをかける必要があり, 葉の寿命はさらに長くなるはずである。実際, 亜寒帯や亜高山帯の常緑針葉樹の針葉の寿命は10年以上と長いのが一般的である。このように, 菊沢の説によれば, 高緯度地方で寿命の長い常緑葉をもつ意味が説明できる(菊沢2005)。

なお, 冷温帯地域で常緑広葉樹が分布せず, 落葉広葉樹が優占することについては, 本章で述べたような冬のストレスへの耐性の観点からも, 菊沢の説による葉のコストと光合成生産量のバランスの観点からも説明が可能である。おそらく, 第三紀後半の中緯度域での気候寒冷化にあたって, これら2つの要因(低温ストレスと短い生育期間)が選択圧として作用して, 寒冷適応した冷温帯落葉広葉樹の種分化を導いたのだろう。

現在の温帯や亜寒帯の森林植生を構成している樹種は, 第三紀後半以降の寒冷化に遭遇して2000万年ほどの時間をかけて進化し, 冬季の厳しい環境ストレスへの適応能力を獲得できた限られた種群であることを述べてきた。それぞれの樹木の分布地は, 冬季の環境ストレスに規定されており, 樹木がいかによりうまく寒冷適応しているかが明らかにされた。しかし近年, 急速な地球温暖化が進み, この100年間をとってみると確実に気温は上昇を続け, 降水パターンが変化している(気象庁2005)。年々, その傾向は実感として私たちにも感じられるようになっており, 南方性昆虫種の北上や農作物の適地の高緯度化などが現実に報告されている。ところが樹木は種子の散布をつうじてしか移動・北上することができず, 急速な温暖化に対してすみやかに進化・適応することも困難であろう。例えば, 冷温帯樹種は日長を頼りに休眠に入り, 一定の低温期間が続いた後に休眠が打破される(2.3参照)。日長は変化することはないので, 樹木は暖かな秋でも休眠に入り, 暖冬傾向が増せ

ば休眠打破ができなくなる恐れも現実化してきた。また、冬季の厳しい寒冷気候に適応できる樹種だけが分布できていた地域に、寒冷適応はできないが生産力の高い樹種が侵入することも可能となるだろう。水分の通導能力と冬季の凍結—融解によるエンボリズムに対する抵抗力とはトレードオフの関係にあった(3.3参照)。冬季の凍結—融解によるエンボリズムを回避するにはサイズの小さい通導組織であることが有利であるが、そのために水分通導を高めることができず光合成生産力も低い。温暖化が進み冬季の凍結—融解によるエンボリズムの危険がなくなれば、より生産力の高い大きなサイズの通導組織をもつ樹種との競争に負けてしまうであろう。第三紀後半以降の長い時間をかけて獲得してきた樹木の寒冷適応は、もはや近年の温暖化のもとでは樹木がその分布地に安定して生存できることを保証していないのかもしれない。したがって一刻も早く、樹木の寒冷適応について解明し、今後の温暖化の影響に対して備えなければならないと思う。

参考書

○ 植物生理生態学全般について理解するのに適した参考書

Lambers H., Chapin III F.S. & Pons T.L. (1997) *Plant Physiological Ecology*
Springer

Larcher W. (2001) *Ökophysiologie der Pflanzen* 6th edn. Eugen Ulmer. [邦訳：
植物生態生理学 第2版 佐伯敏郎・館野正樹(監訳)] シュプリンガー・ジャパン
種生物学会(編)(2003) 光と水と植物のかたち—植物生理生態学入門— 文一総合出
版

○ 植物の光合成, 物質生産, 成長について学ぶのに適した参考書・文献

黒岩澄雄(1990) 物質生産の生態学(UP バイオロジーシリーズ) 東京大学出版会

小池孝良(1999) 樹木の葉の展開と老化パターン. 植物の環境応答(植物細胞工学シ
リーズ 11) 渡邊昭・篠崎一雄・寺島一郎(編) pp 102-106 秀潤社

寺島一郎(1999) 光環境と葉の光合成. 植物の環境応答(植物細胞工学シリーズ 11)
渡邊昭・篠崎一雄・寺島一郎(編) pp 92-101 秀潤社

寺島一郎(2004) 植物と環境. 植物生態学 pp 1-41 朝倉書店

彦坂幸毅(2004) 光合成過程の生態学. 植物生態学 pp 42-80 朝倉書店

小池孝良(2004) 地球温暖化と植物の生態. 植物生態学 pp 361-391 朝倉書店

依田恭二(1971) 森林生態学 築地書館

引用文献

浅田浩二(1999) 葉の光環境変動に対する迅速適応. 植物の環境応答(植物細胞工学
シリーズ 11) 渡邊昭・篠崎一雄・寺島一郎(編) pp 107-119 秀潤社

Davis S. D., Sperry J. S. & Hacke U. G. (1999) The relation between xylem con-

- duit diameter and cavitation caused by freezing. *American Journal of Botany* 86: 1367-1372
- Hacke U. & Sauter J. J. (1996) Xylem dysfunction during winter and recovery of hydraulic conductivity in diffuse-porous and ring-porous trees. *Oecologia* 105: 435-439
- Hadley J. L. & Smith W. K. (1986) Wind effects on needles of timberline conifers: seasonal influence on mortality. *Ecology* 67: 12-19
- Han Q. & Mukai Y. (1999) Cold acclimation and photoinhibition of photosynthesis accompanied by needle color changes in *Cryptomeria japonica* during winter. *Journal of Forest Research* 4: 229-234
- Han Q., Shinohara K., Kakubari Y. & Mukai Y. (2003) Photoprotective role of rhodoxanthin during cold acclimation in *Cryptomeria japonica*. *Plant, Cell and Environment* 26: 715-723
- 平吹喜彦(2007) 北限域におけるカシ類の姿—地域・林分・マイクロサイトでの分布・生育状況—。フェノロジー研究 42: 1-7
- Ikeda T. (1996) Xylem dysfunction in *Bursaphelenchus xylophilus*-infected *Pinus thunbergii* in related to xylem cavitation and water status. *Annals of the Phytopathological Society of Japan* 62: 554-558
- 池田武文(2002) 水環境への適応—樹液の上昇—。樹木環境生理学 永田洋・佐々木恵彦(編) pp 181-199 文永堂出版
- 池田武文(2004) 水環境への応答。樹木生理生態学小池孝良(編) pp 138-145 朝倉書店
- Ikeda T. & Kiyohara T. (1995) Water relations, xylem embolism and histological features of *Pinus thumberii* inoculated with virulent or avirulent pine wood nematodes, *Bursaphelenchus xylophilus*. *Journal of Experimental Botany* 46: 441-449
- Kikuzawa K. (1991) A cost-benefit analysis of leaf habitat and leaf longevity of trees and their geographical pattern. *American Naturalists* 138: 1250-1263
- 菊澤喜八郎(2005) 葉の寿命の生態学—個葉から生態系へ— 共立出版
- 木村允(1984) 森林研究における記憶と記録. 遺伝 38(4): 40-42

- 吉良竜夫・四手井綱英・沼田真・依田恭二(1976) 日本の植生—世界の植生配置のなかでの位置づけ—。科学 46: 235-247
- 気象庁(2005) 異常気象レポート 2005
- 甲山隆(1984) 亜高山帯シラビソ・オオシラビソ林の更新。遺伝 38(4): 67-72
- 小山浩正(2008) フェノロジカル・ギャップの発見。ブナ林再生の応用生態学 寺澤和彦・小山浩正(編) pp 143-160 文一総合出版
- Kume A. & Tanaka C. (1996) Adaptation of stomatal response of *Camellia rusticana* to a heavy snowfall environment: Winter drought and net photosynthesis. Ecological Research 11: 207-216
- 小見山章(1991) 落葉広葉樹の幹肥大成長の開始・休止時期と着葉期間の相互関係, およびそれらに関する環境要因。日本林学会誌 73: 409-418
- Lambers H., Chapin III F.S. & Pons T.L. (1997) Plant water relations. Plant Physiological Ecology pp 154-209 Springer
- Lipp C. C. & Nilsen E. T. (1997) The impact of subcanopy light environment on the hydraulic vulnerability of *Rhododendron maximum* to freeze-thaw cycles and drought. Plant, Cell and Environment 20: 1264-1272
- Maruta E. (1996) Winter water relations of timberline larch (*Larix leptolepis* Gord.) on Mt. Fuji. Trees 11: 119-126
- Mayr S., Schwienbacher F. & Bauer H. (2003) Winter at the alpine timberline. Why does embolism occur in Norway spruce but not in stone pine? Plant Physiology 131: 780-792
- 向井譲(2004) 低温条件下で樹木が受ける光ストレスとその防御機能。日本森林学会誌 86: 48-53
- 永田洋(2002) 樹木の季節適応。樹木環境生理学 永田洋・佐々木恵彦(編) pp 1-45 文永堂出版
- 永田洋・万木豊(1990) 樹木の休眠に関する研究(Ⅳ) タブノキの生態型と休眠の相互関係。三重大学資源学部紀要 4: 147-156
- 岡秀一(1983) 縞枯れ現象の分布に関する再検討。地学雑誌 92: 219-234
- 沖津進(1984) ハイマツ群落の生態と日本の高山帯の位置づけ。地理学評論 57: 791-802

- 沖津進(1985) 北海道におけるハイマツ帯の成立過程からみた植生帯構成について.
日本生態学会誌 35: 113-121
- 大沢雅彦(1993) 東アジアの植生と気候. 科学 63: 664-672
- Oshima Y., Kimura M. Iwaki H. & Kuroiwa S. (1958) Ecological and physiological studies on the vegetation of Mt. Shimagare. I. Preliminary survey of the vegetation of Mt. Shimagare. Botanical Magazine of Tokyo 71: 289-301
- Ottander C., Campbell D. & Öquist G. (1995) Seasonal changes in photosystem II organization and pigment composition in *Pinus sylvestris*. Planta 197: 176-183
- 佐伯敏郎(1981) 個体における水の吸収と移動. 水とイオン(植物生理学 5)熊沢喜久雄(編) pp 78-98 朝倉書店
- 酒井昭(1975) 日本に自生している針葉樹の耐凍度とそれらの分布との関係. 日本生態学会誌 25: 192-200
- 酒井昭(1982) 植物の耐凍性と寒冷適応 学会出版センター
- Sakai A. (1983) Comparative study on freezing resistance of conifers with special reference to cold adaptation and its evolutive aspects. Canadian Journal of Botany 61: 2323-2332
- 酒井昭(1995) 植物の分布と環境適応 朝倉書店
- 酒井昭(2005) 植物の耐寒戦略 北海道大学図書刊行会
- Seiwa K. (1998) Advantages of early germination for growth and survival of seedlings of *Acer mono* under different overstory phonologies in deciduous broad-leaved forests. Journal of Ecology 86: 219-228
- Sperry J. S. (1995) Winter xylem embolism and spring recovery in *Betula cordifolia*, *Fagus grandifolia*, *Abies balsamea* and *Picea rubens*. Water Transport in Plants under Climate Stress. (Ed.) Borghetti M., Grace J. & Roschi A. pp 84-97 Cambridge University Press
- Sperry J. S., Donnelly J. R. & Tyree M. T. (1988) A method for measuring hydraulic conductivity and embolism in xylem. Plant, Cell and Environment 11: 35-40
- Sperry J. S. & Tyree M. T. (1988) Mechanism of water-stress-induced xylem

- embolism. *Plant Physiology* 88: 581-587
- Sperry J. S. & Sullivan J. E. M. (1992) Xylem embolism in response to freeze-thaw cycles and water stress in ring-porous, diffuse-porous, and conifer species. *Plant Physiology* 100: 605-613
- Sperry J. S., Nichols K. L., Sullivan J. E. M. & Eastlack S. E. (1994) Xylem embolism in ring-porous, diffuse-porous, and coniferous trees of northern Utah and interior Alaska. *Ecology* 75: 1736-1752
- Sprugel D. G. (1976) Dynamic structure of wave-regenerated *Abies balsamea* forests in the north-eastern United States. *Journal of Ecology* 64: 889-911
- Taneda H. & Tateno M. (2005) Hydraulic conductivity, photosynthesis and leaf water balance in six evergreen woody species from fall to winter. *Tree Physiology* 25: 299-306
- Tranquillini W. (1979) *Physiological ecology of the Alpine timberline*. Springer
- Tyree M. T. & Sperry J. S. (1989) Vulnerability of xylem to cavitation and embolism. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 40: 19-38
- Tyree M. T. & Zimmermann M. H. (2002) *Xylem Structure and the Ascent of Sap*. 2nd edn. Springer. [邦訳：植物の木部構造と水移動様式 内海康弘・古賀信也・梅林利弘訳(2007) シュプリンガー・ジャパン]
- Utsumi Y., Sano Y., Fujikawa S., Funada R. & Ohtani J. (1998) Visualization of cavitated vessels in winter and refilled vessels in spring in diffuse-porous trees by cryo-scanning electron microscopy. *Plant Physiology* 117: 1463-1471
- Utsumi Y., Sano Y., Fujikawa S., Funada R. & Ohtani J. (1999) The progression of cavitation in earlywood vessels of *Fraxinus mandshurica* var *japonica* during freezing and thawing. *Plant Physiology* 121: 897-904
- Verhoeven A. S., Adams III W. W. & Denmmig-Adams B. (1998) Two forms of sustained xanthophylls cycle-dependent energy dissipation in overwintering *Euonymus kiautschovicus*. *Plant, Cell and Environment* 21: 893-903
- Verhoeven A. S., Adams III W. W. & Denmmig-Adams B. (1999) The xanthophyll cycle and acclimation of *Pinus ponderosa* and *Malva neglecta* to winter

- stress. *Oecologia* 118: 277-287
- Wang J., Ives N. E. & Lechowicz M. J. (1992) The relation of foliar phenology to xylem embolism in trees. *Functional Ecology* 6, : 469-475
- Yamazaki J., Ohashi A., Hashimoto Y., Negishi E., Kumagai S., Kubo T., Oikawa T., Maruta E. & Kamimura Y. (2003) Effects of high light and low temperature during harsh winter on needle photodamage of *Abies mariesii* growing at the forest limit on Mt. Norikura in Central Japan. *Plant Science* 165: 257-264
- Yamazaki J., Tsuchiya S., Nagano S. & Maruta E. (2007) Photoprotective mechanisms against winter stresses in the needles of *Abies mariesii* grown at the tree line on Mt. Norikura in Central Japan. *Photosynthetica* 45: 547-554
- 吉田静夫(1999) 極限温度に対する生理応答. 植物の環境応答(植物細胞工学シリーズ11)渡邊昭・篠崎一雄・寺島一郎(編) pp 24-35 秀潤社
- 万木豊・永田洋(1981) 樹木の休眠に関する研究(Ⅱ) 常緑広葉樹の生長パターンと天然分布. 三重大学農学術報 83: 199-203
- Zimmermann M. H. (1983) *Xylem structure and the ascent of sap*. 1st edn. Springer

冬の樹木の生理生態学

2012年6月20日 発行

著者 丸田恵美子

製作 岩波出版サービスセンター

〒101-0003 東京都千代田区一ツ橋2-4-4 岩波書店一ツ橋別館
TEL 03-3263-7078

印刷・製本／法令印刷

