

巨大で長寿な樹木の生命維持システムと生存戦略の解明

東 若菜 (神戸大学 大学院農学研究科)

wakana@port.-kobe-u.ac.jp

日本は国土の70%が森林に覆われ、スギやヒノキなどの針葉樹人工林は大きく成長し高齢化が進んでいる。樹木の最大樹高は、我々が木材として利用可能な森林の生産性を規定する重要な指標であるとともに、“樹高の限界を決める要因は何か”という生物としての樹木の学術的な問いでもある。本研究では、長年推測に基づいていた定説を、高さ100 mを超える樹上での直接観測によって覆し、生理・解剖・物理化学の多角的なアプローチにより針葉樹の高木における新たな水分生理機構を見出した。さらに、樹木は老齢化にともない樹体の表面積が増加し、枝葉（樹冠）の構造が三次元的に発達する。本研究では、森林生態系内に形成される樹冠の環境を明らかにし、それらを利用する生物との相互関係において、巨大で長寿な樹木が担う生態学的な役割を評価した。

はじめに

樹木は他の植物と比較して長寿で、三次元空間に植物体を発達させることが特徴の一つである。枝葉のある樹冠部は光合成や蒸発散や繁殖などの生命活動が活発な場であり、多様な生物との相互作用の場である。一方、樹冠部における研究は、近年のアクセス手段の発展によってフィールド・ワークが可能となった進展途上の領域である。本研究ではツリークライミングや林冠観測タワーを用いて（図1）、巨樹の樹冠における生理活動の実態と環境への適応の解明に取り組んだ。



図1. 樹木の高所での調査に用いているツリークライミング（左）および林冠観測タワー（右）

樹木の樹高成長に関わる適応的な機構と機能の解明

樹木の高所では、成長に必要な水を根から葉まで長い距離を輸送する必要があり、その物理的な制約が樹高の限界を決める主要因であることが理論的な定説とされていた²⁾。そこで、現存する樹高世界一のセコイアメスギ（米国）を対象として、高所で枝葉を直接観測・測定することにより実体解明を試みた。そ

の結果、梢端で想定されていた水不足の影響は見られず、葉の高い貯水能力がそれを補償し、樹冠内の葉の水分環境を一定に維持することが明らかとなった³⁾。本成果は「水分欠乏が樹高成長を制限する主要因」としていた従来の説を覆し、「高所環境に適応した樹冠内の水分恒常性機構」を実証的に見出した。セコイアメスギで明らかとなった高木における適応的な生命維持システムは、樹高50 mのスギでもその実態が明らかとなり、さらに解剖学的観点から、葉の高い貯水能力に日常的にダイナミックに寄与する葉内の組織構造を発見した⁴⁾。また、組織表面での水分保持機構を明らかにするために、物理化学の観点から顕微赤外分光法を用いて、葉の横断面の組織と対応した水分や多糖類の分布を定量的に可視化することに成功し、水分子が多糖類の架橋構造に保持される作業仮説を提示した⁵⁾。高木の樹高成長を考える際には、物理的制限要因の影響のみならず、樹木による適応的な生命維持システムにも着目することが重要である(図2)。

一方、セコイアメスギやスギでは貯水機能に寄与していた組織構造は、同じヒノキ科のヒノキ(30 m)においては高所における葉の高い通水機能に寄与しており、樹種による生存戦略の違いが明らかとなった⁶⁾。また、同一林分内の最大樹高(30 m)に達したアカマツについて、樹齢100年および300年の異なる樹齢間では、樹冠内の光合成能力や水分特性の恒常性を維持するシステムは異なり、加齢にともなう適応戦略の変化が成熟後のアカマツの樹高成長の低下に影響しうると考えられた⁷⁾。

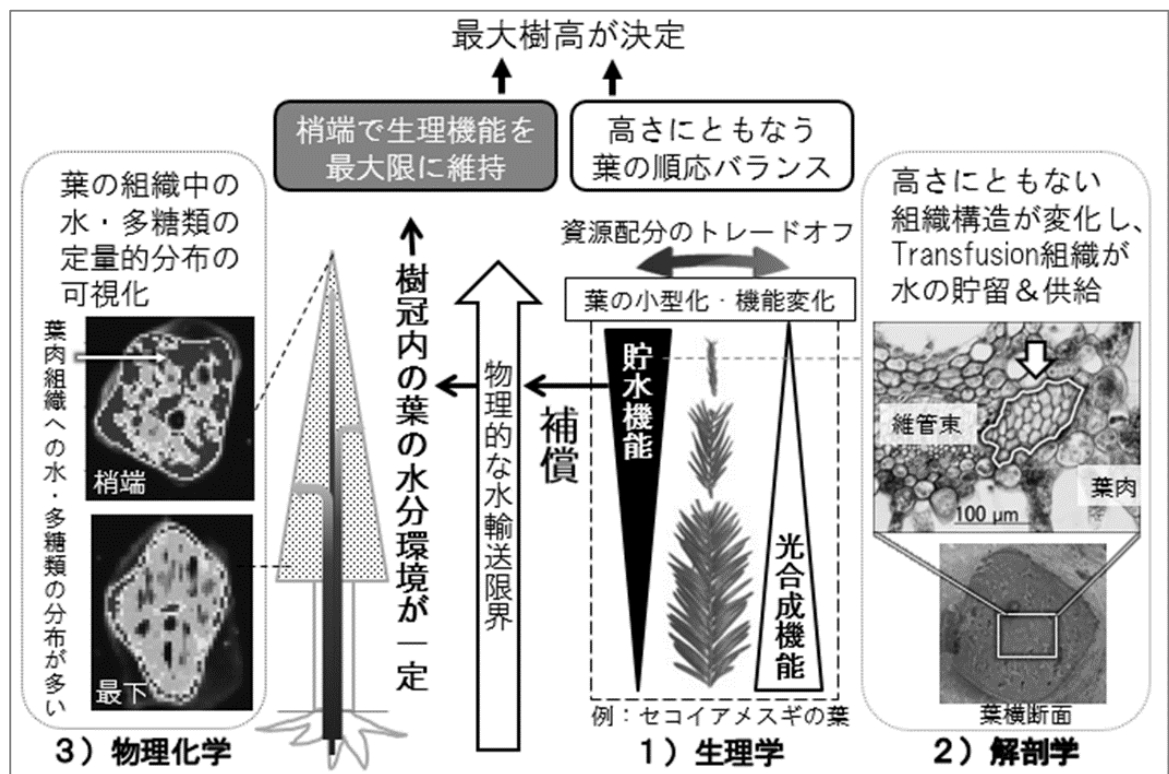


図2. 本研究が明らかにした針葉樹の高木の樹高成長における「水分恒常性仮説 (Hydraulic homeostasis)」

以上の、樹木のミクロな機能解析からの発展として、土壌—根—幹—葉—大気というマクロな連続体の中での樹木の貯留水に着目し、野外観測を含めた様々なスケールの手法を組み合わせ、森林生態系の水循環という上位スケールの研究に繋げようとしている。樹高10 mのスギでは、単木あたりの1日の蒸散量の約10%を貯留水が担い、そのうち約60%は葉の貯留水が寄与していた⁸⁾。一方、幹の貯留水も樹木全体の日常的な水収支の一部を担っており、樹種や樹木サイズや生物季節や環境条件にともない変動する^{9,10)}。樹木の成長に関わる形質は、スギでは葉レベルよりも、樹冠の構造や幹にともなう材の解剖特性といった個体レベルに現れるといった結果が得られており¹¹⁾、巨大で長寿な樹木の生命維持システムの理解には、サイズや時間のスケールをまたいだ研究展開が今後も必要である。

巨樹によって育まれる樹上の生態系とその役割

巨樹の樹冠部にアクセスし研究を続けていると、林冠は様々な生物との相互作用の場でもあることに気づかされる。巨大で長寿な樹木は三次元空間に多様な環境を形成し、そこを利用する生物との相互関係において林冠生態系を創出する¹²⁾。近年、日本全国の森林では、林床の日照不足やニホンジカの過採食による下層植生の衰退が大きな問題となっている。本研究は、日照がありシカの食害を免れることのできる巨樹の樹冠上が、被食植物の一時的な避難場所となっていることを、着生植物群集の調査から明らかにした¹³⁾。樹上における豊かな着生植物群集には、長期にわたって発達した宿主となる樹木の樹冠構造と、そこに堆積した林冠土壌（有機腐植層）が重要であり、着生植物に必要な栄養塩の供給が、樹上の微生物群集によって支えられていることを解明した¹⁴⁾。世界的に老齢林や巨木の消失による生態系の劣化が危惧されているなか、希少な着生植物種の生育地となる樹上環境が潜在的に残る森林の存在を明らかにし、巨樹をとりまく生態系を包括的に保全することの重要性を提言した¹⁵⁾。

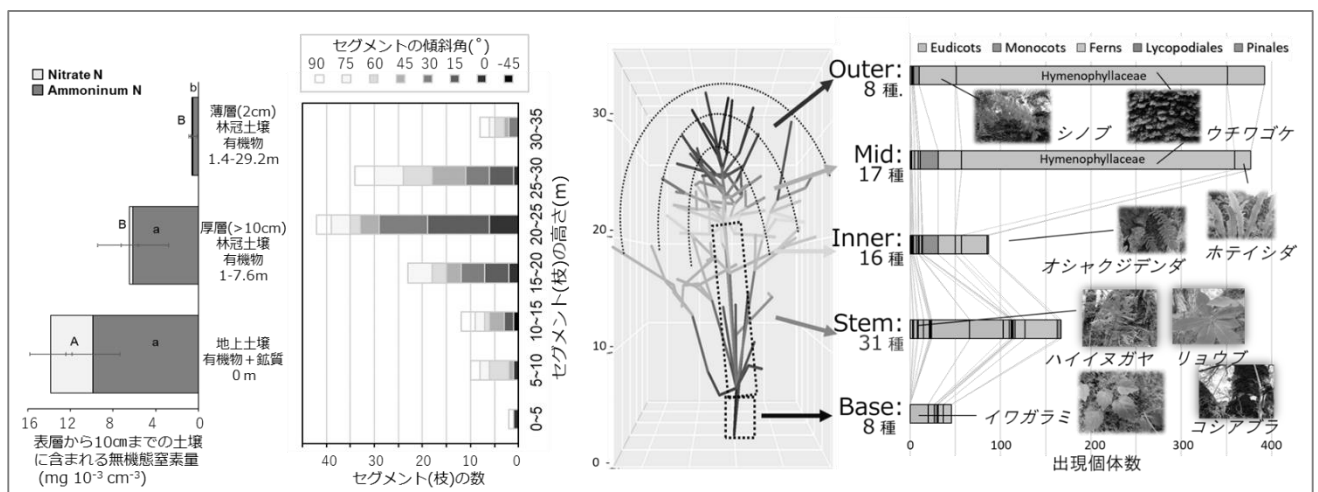


図3. 西日本の老齢林における巨樹上の林冠土壌（左）と樹冠構造（中央）および維管束着生植物の分布例（右）。宿主木の太い枝が複数出現し林冠土壌が分厚く堆積する箇所、大型の本木種などを中心に着生種数が最も多く、枝が多く出現し樹冠の外層にいくにつれてシダ類や真性着生種が特異的に優占する。

おわりに

近年の気候変動下においては、樹木そのものの生存戦略の理解に加えて、樹木を介した様々な生態系システムの理解においても、樹木の機能や構造の基礎的な生理生態特性の把握が重要である¹⁶⁾。一方で、里山の広葉樹林や都市近郊の緑化地は人間による利用や管理が停止し放置されて荒廃しつつあり、持続可能な資源として活かしつつ再生させるためには、森林所有者や加工業者の意識の変革に必要な実学に根差した研究が求められている¹⁷⁾。これらの研究成果は、様々な専門分野の研究者との共同研究態勢を作り、分野の垣根を越えることで得られた新知見である。今後もフィールドでの実測を大切にしながら多角的視点を持ち、森林資源が豊富な日本における研究基盤の形成ならびに成果の社会実装に貢献していきたい。

謝辞

本研究の実施にあたっては多くの方々のご指導とご協力を受け賜りました。特に、神戸大学の石井弘明教授、神戸大学の黒田慶子名誉教授、京都大学の徳地直子教授、京都大学の小杉緑子教授にはここに記して深謝いたします。そして、研究邁進を可能とてくださった多くの共同研究者や学生の皆様、ご支援いただいた技術職員や事務職員の皆様に、厚く御礼申し上げます。末尾となりましたが、本賞にご推薦頂きました一般社団法人日本森林学会、ならびに関係者の皆様方に感謝申し上げます。

引用文献

- 1) 中西晃・東若菜・宮崎祐子・田中美澄枝・乾陽子：日本生態学会誌，68: 125-139 (2018).
- 2) 石井弘明・東若菜・新良貴歩美・黒田慶子：日本森林学会誌 99: 74-83 (2017).
- 3) Ishii R.H., Azuma W., Kuroda K., Sillett S.C.: *Functional Ecology* 28:1087-1093 (2014).
- 4) Azuma W., Ishii R.H., Kuroda K., Kuroda K.: *Trees - Structure and Function* 30: 141-152 (2016).
- 5) Azuma W., Nakashima S., Yamakita E., Ishii R.H., Kuroda K.: *Tree Physiology* 37: 1367-1378 (2017).
- 6) Shiraki A., Azuma W., Kuroda K., Ishii R.H.: *Tree Physiology* 10: 1327-1336 (2017).
- 7) Azuma W., Ishii R.H., Masaki T.: *Oecologia* 189: 317-328 (2019).
- 8) Himeno S., Azuma W., Gyokusen K., Ishii R.H.: *Tree Physiology* 37: 1394-1403 (2017).
- 9) 東若菜・鶴田健二・吉村謙一・勝山正則・小杉緑子：樹木医学研究，21(2): 81-82 (2017).
- 10) Azuma W.A., Tsuruta K., Kosugi Y., Lion M.: *Acta Horticulturae* 1300: 105-112 (2020).
- 11) Azuma W.A., Kawai K., Tanabe T., Nakahata R., Hiura T.: *Ecological Research* 38(1): 83-97 (2023).
- 12) Ishii R.H., Minamino T., Azuma W., Hotta K., Nakanishi A.: *Forest Ecology and Management* 409: 457-467 (2018)
- 13) Azuma W.A., Komada N., Ogawa Y., Ishii H., Nakanishi A., Noguchi Y., Kanzaki M.: *Plant Ecology* 223: 99-112 (2022).
- 14) Tatsumi C., Azuma W.A., Ogawa Y., Komada N.: *Microbial Ecology* 82: 919-931 (2021).
- 15) 東若菜・駒田夏生・小川裕也・龍見史恵・中西晃・野口結子・石井弘明・神崎護：地域自然史と保全，43(1): 71-82 (2021).
- 16) Takahashi K., Sakabe A., Azuma W.A., Itoh M., Imai T., Matsumura Y., Tateishi M., Kosugi Y.: *New Phytologist* 235: 1757-1766 (2022).
- 17) 谷内廉・東若菜・吉岡鷹彦・黒田慶子：森林応用研究，32(1): 11-19 (2023).