



高木の通水構造と機能

石井, 弘明
東, 若菜
新良貴, 歩美
黒田, 慶子

(Citation)

日本森林学会誌, 99(2):74-83

(Issue Date)

2017-04

(Resource Type)

journal article

(Version)

Version of Record

(Rights)

© 2017 日本森林学会

(URL)

<https://hdl.handle.net/20.500.14094/90004610>



高木の通水構造と機能

石井 弘明^{*1}・東 若 菜²・新良貴歩美¹・黒田 慶子¹

高木における水輸送は、長距離輸送によって生じる通水抵抗に加えて、重力による静水圧の影響を受けるため、梢端部では生理機能や形態形成が抑制され、樹高成長が制限されると考えられてきた。木部の水透過性は力学的支持や水ストレス耐性と機能的トレードオフ関係にあるだけでなく、気孔からのCO₂吸収制限や物質配分を介して光合成生産にも影響する。光資源が豊富な梢端部では高い光合成生産が期待できるため、水分通道制限に対する適応・順化・補償メカニズムの存在が示唆されてきた。近年の研究から、高い水透過性と水ストレス耐性を実現する木部細胞の構造や、高さに対する様々な適応・順化反応、水分通道制限を補償する貯水機能など、新たな知見が明らかになった。さらに、個体内の通水構造が可塑的に変異すること、木部の水透過性が短期的に変化することが明らかになった。その結果、高木の通水構造は、抵抗だけが連なった単純な回路ではなく、ブレーカーのような安全装置やコンデンサーのような貯留装置などを含む複雑な水輸送経路であることがわかってきた。更なる研究の発展により、高木の通水構造の全体像が明らかになり、総合的な理解が進むことが期待される。

キーワード：水分生理、水ポテンシャル、樹高成長、通道組織、水透過性

Hiroaki Ishii,^{*1} Wakana Azuma,² Ayumi Shiraki,¹ Keiko Kuroda¹ (2017) Hydraulic Architecture and Function of Tall Trees. *J Jpn For Soc* 99: 74–83 Water transport in tall trees occurs over long-distances from roots to leaves, as well as against the gravitational hydrostatic gradient. The resulting water stress and physiological/morphological constraints of treetop leaves was considered the main cause of height-growth limitation. In tall trees, there is functional trade-off of xylem hydraulic efficiency relative to hydraulic safety and water-stress adaptation. In addition, xylem hydraulic properties affect photosynthetic production by regulating CO₂ uptake through stomata and resource allocation. Because the well-illuminated treetop environment can yield potentially high photosynthetic production, researchers have suggested mechanisms that allow tall trees to adapt/acclimate to, or compensate for, hydraulic limitation. Recent research has revealed new insights, such as structural characteristics of xylem cells for hydraulic efficiency and safety, adaptation/acclimation of xylem structure and function to increasing height, and hydraulic capacitance of leaf and sapwood that compensates for hydraulic limitation. New findings have revealed variability of hydraulic architecture due to high phenotypic plasticity and short-term changes in hydraulic conductivity within tall trees. In tall trees, the water transport pathway connecting soil-plant-atmosphere is not a simple circuit consisting only of resistances, but includes circuit-breaker-like safety buffers and capacitor-like storage mechanisms. Further research should elucidate, in its entirety, the hydraulic architecture of tall trees, and lead to integrated understanding tall-tree ecophysiology.

Key words: water relations, water potential, height growth, xylem structure, hydraulic conductance

I. は じ め に

植物が光合成を行うためには、光と水が欠かせない。樹木の場合、樹高が高くなるほど光獲得に有利な反面、根から梢端部までの水輸送が困難になる。特に高木において、垂直的な水輸送距離は数十mに及ぶこともあり、長距離輸送にともなう通水抵抗の増大や重力による静水圧によって水輸送が制限される。さらに、日射量の多い梢端部では大気飽差が高くなり、光合成に必要なCO₂を取り込むために葉の気孔が開くと、大量の水分が失われてしまう。これらの要因によって生じる梢端部組織の生理機能低下は「水ストレス」と呼ばれ、樹高成長の主要な制限要因と考えられてきた（水分通道制限説, hydraulic limitation hypothesis, Ryan *et al.* 2006）。樹高成長にともない増大する水ストレスを克服することは、高木の生存戦略において重要な課題である。一方、世界には最大樹高が100mを超える樹種も存在する。このような「超高木」を対象とした生理生態学的研究から、水ストレスに対する適応・順化反応や、垂直的な水輸送の制限要因に対する補償メカニズムなど、高木の生存戦略に関する様々なメカニズムが明らかに

なりつつある (Ishii *et al.* 2014; Koch *et al.* 2004; Woodruff and Meinzer 2011)。

樹高が高くなる種の多くは、降水量が多く、気温の変動が少ない地域に分布している (Koch *et al.* 2004; Larjavaara 2014)。現存する個体の最大樹高が90mを超える樹種は、北米西海岸の針葉樹4種：セコイアメスギ (*Sequoia sempervirens*)、ダグラスファー (*Pseudotsuga menziesii*)、シトカトウヒ (*Picea sitchensis*)、ジャイアントセコイア (*Sequoiadendron giganteum*)、およびオーストラリア南部のユーカリ属2種：セイタカユーカリ (*Eucalyptus regnans*)、ユーカリ (*Eucalyptus globulus*) だけである (Tng *et al.* 2012)。これらの樹種が分布する北米西海岸およびオーストラリア南部に共通する気候条件として、降水量が比較的多いこと (1,000 mm yr⁻¹ 以上)、温帯の海洋性気候であること (年平均気温7.0~15.4℃)、気温変動が少ないこと (年間気温差7.0~19.7℃) があげられる。同様の気候帯は南米やヨーロッパ西海岸にも存在するが、これらの地域では、最終氷期における種数の減少など、生物史的要因によって超高木が存在しないと考えられている (Larjavaara 2014)。日本においては、樹高日本一の秋田スギ (最大樹

*連絡先筆者 (Corresponding author) E-mail: hishii@alumni.washington.edu

¹ 神戸大学大学院農学研究科 〒657-8501 兵庫県神戸市灘区六甲台町1-1 (Graduate School of Agricultural Science, Kobe University, 1-1 Rokkodai, Nada-ku, Kobe, Hyogo 657-8501, Japan)

² 京都大学フィールド科学教育研究センター 〒606-8502 京都府京都市左京区北白川追分町 (Field Science Education and Research Center, Kyoto University, Kitashirakawa Oiwake-cho, Sakyo-ku, Kyoto, Kyoto 606-8502, Japan)

(2016年9月9日受付, 2017年1月1日受理)

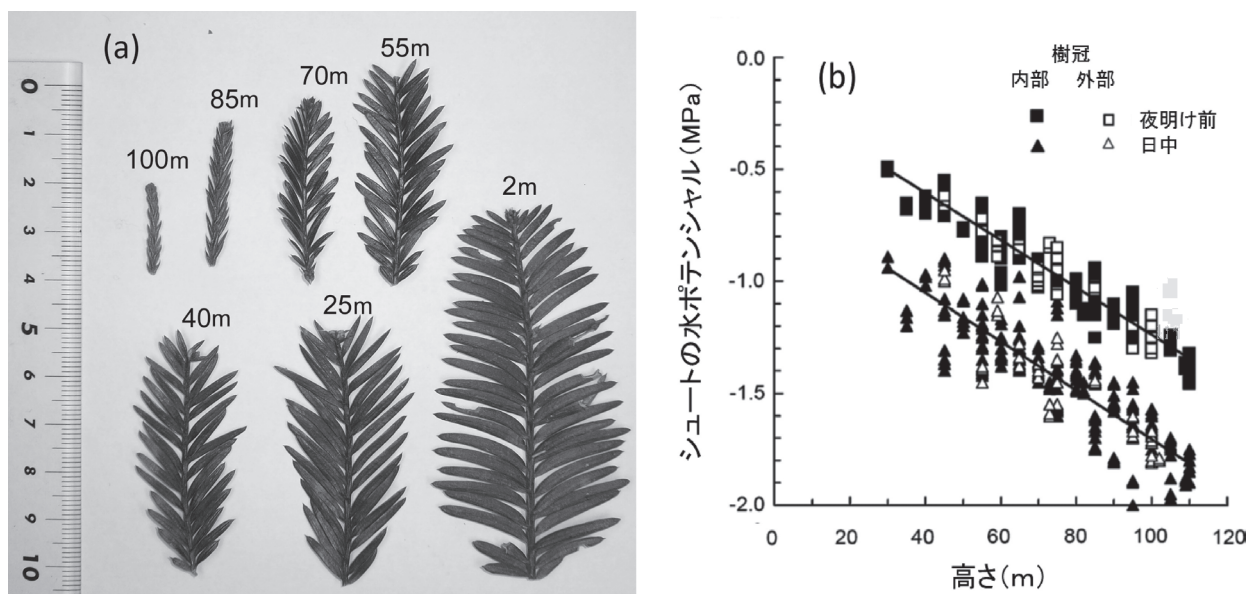


図-1. 樹高 100 m を超えるセコイアメスギの樹冠内における葉の形態 (a) および水ポテンシャル (b) の垂直変化

(b) において夜明け前の測定値の回帰直線の傾きは重力ポテンシャル ($-0.0098 \text{ MPa m}^{-1}$) に対応している。日中の水ポテンシャルは梢端部ほど低下し、傾きは大きくなる。(Ishii *et al.* 2008 の図を改変)

高 59 m) が分布する東北地方の日本海側も、ある程度類似した気候条件といえるだろう。さらに、降水量が多く、台風の影響が少ないアジアの多雨林にも樹高 50 m 近い高木種が存在し (Kenzo *et al.* 2014), 2016 年にはマレーシアのサバ州で 90 m 近い個体が複数発見された。これらのことから、樹高が高くなる条件として、幹折れなどの樹冠攪乱が少ない穏やかな気候条件と梢端部への水分供給が可能な豊富な降水量が重要であると推察される。

土壌から大気へ、植物を介した水の通り道 (通水経路) は SPAC (soil-plant-atmosphere continuum) と呼ばれ、植物生理学の教科書などでは抵抗の連なった電気回路に例えられる。その電圧に相当し、SPAC における水移動の原動力であるのが水ポテンシャル (Ψ_w) (注 1) である。SPAC 内の水は Ψ_w の高い系から低い系へと移動するため、気孔からの蒸散によって葉内の Ψ_w が低下すると木部内の水に張力が働き、水素結合によって連結した水分子は根から葉へと引き上げられる (凝集力-張力説, cohesion-tension theory)。よって植物体内の水の流れは基本的には負の静水圧 (negative hydrostatic pressure) で起こり、木部内の水には強い張力が働くが、水素結合によって準安定状態 (metastable state) が保たれているため水が気化することはない (Woodruff *et al.* 2016)。水素結合の強さを直接測定することは物理的に不可能だが、樹木の枝を遠心した実験では、 Ψ_w が $-3.5 \sim -1.5 \text{ MPa}$ (大気圧 $\approx 0.1 \text{ MPa}$) まで低下する大きな張力が働いても、木部内は水で満たされていることが示されており (Holbrook *et al.* 1995; Pockman *et al.* 1995), 理論的には高さ 140 m 以上まで水を引き上げることが可能である (Steudle 1995)。

樹冠の深さが数十メートルに及ぶ超高木の樹冠内においては、通常の高さの樹木よりも大きな光・水分環境の勾配が生じるため、これに対する形態・生理的応答がより顕著に表れる (図-1(a), Kenzo *et al.* 2006; Woodruff *et al.* 2009;

Oldham *et al.* 2006; Mullin *et al.* 2010)。また、通常の高木では明確ではない現象が、超高木においては明瞭に観察できると考えられる。樹高 100 m のセコイアメスギの梢端部において、 Ψ_w は重力による静水圧だけで -1.0 MPa 近くまで低下し、日中は蒸散によってさらに Ψ_w が低下する (図-1(b), Ishii *et al.* 2008; Koch *et al.* 2004)。つまり超高木の梢端部は、大きな静水圧や強光、乾燥などのストレスのもとで生育している。梢端部における極度の水ストレスに対して、超高木はどのように適応・順化し、生理機能を維持しているのだろうか? 超高木を対象とした研究から、垂直的な水分輸送の制限や、高さにとまなう生理機能の変化についての多くの重要な知見が得られている (鍋嶋・石井 2008; Woodruff *et al.* 2016)。これらの知見は高木の生存戦略についてどのような示唆を与えるのか? 本稿では、高木の通道組織の構造と機能について、樹高成長にとまなう制限要因や、それらに対する適応・順化反応、補償メカニズムについて紹介し、高木を対象とした生理生態学的研究の研究展開について考える。

II. 高木の通水構造と機能的トレードオフ

植物の生存戦略や機能的特性は、植物体を形成する細胞や組織の形質を軸として複雑に関係し合っている (Lachenbruch and McCulloh 2014)。高木の通道組織は、水の長距離輸送に適応的な組織構造と生理機能を有し (McCulloh *et al.* 2010), 両者を合わせた概念を通水構造 (hydraulic architecture) という (Zimmermann 1979; Tyree 1988; Cruziat *et al.* 2002; Woodruff *et al.* 2016)。木部の通水を担うのは、道管および仮道管などの通道組織である。木部組織は通水と力学的支持の両方の役割を担っており、木部における通水と支持は機能面でトレードオフ関係にある。支持機能を高めるために繊維細胞が多くなる、あるいは仮道管の細胞壁が厚くなると、通水断面積が小さくなり、木部の水透過

性（注2）が低下する（Domec *et al.* 2008; Pittermann *et al.* 2006; Sperry *et al.* 2008）。樹高が高くなるにつれて支持機能を高める必要があるため、水透過性は低下すると予想される。新熱帯の広葉樹では、材密度が高い樹種ほど水透過性が低く、樹体の支持コストが梢端部への水輸送や光合成速度を制限している（Santiago *et al.* 2004）。また、支持コストへの物質配分が少ないつる性木本では、木部断面に占める道管の割合が高く、同じ直径の高木の幹よりも水透過性が高い（Ewers *et al.* 2016; Tyree and Ewers 1991）。

道管や仮道管のような円管内の水透過性（ K , $\text{mmol MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$ ）は管径（ D , m ）の4乗に比例して増えるため、管径が太いほど輸送効率は高い（ハーゲン・ポアズイユの法則、式(1)）。

$$K = \pi \rho D^4 / 128 \nu L \quad (1)$$

ここで、 ρ , ν はそれぞれ、水の密度（ $5.55 \times 10^7 \text{ mmol m}^{-3}$ ）および粘性（ 20°C のとき $1.002 \times 10^{-9} \text{ MPa s}$ ）、 L は管の長さ（ m ）である。針葉樹の仮道管の直径が $5 \sim 80 \mu\text{m}$ であるのに対し、広葉樹の環孔材樹種にみられる大径道管の直径は $100 \mu\text{m}$ 以上あり、道管は仮道管と比べて $10 \sim 100$ 倍の水透過性を有する（Brodribb *et al.* 2012; Ewers 1985）。ハーゲン・ポアズイユの法則はまた、水透過性が管の長さ（ L ）に反比例することも示している。一方、樹木の通道組織は複数の道管および仮道管が連なって構成されており、複数の短い管で構成されるよりも、個々の管が長く、つなぎ目が少ない方が系全体の水透過性は高くなる。また、通水経路が細かく分節化されている方が、キャビテーション（注3）の発生による通水機能の損失（エンボリズム）のダメージを狭い範囲にとどめることができる（Domec *et al.* 2009; Sperry *et al.* 2008）。このことから、管状の細胞（道管要素）が連なった長い道管をもつ広葉樹と多数の短い仮道管から構成される針葉樹の通水構造の違いは、しばしば水透過性と安全性のトレードオフ関係で説明される（Brodribb *et al.* 2012）。超高木の多くが針葉樹であることや、針広混交林において針葉樹の最大樹高が広葉樹よりも高いこと（Ishii *et al.* 2010）などから、樹高が著しく高くなる樹種の木部組織は、水透過性よりも安全性が優先される構造と機能をもつと考えられる（Bond 1989）。

一方、セイタカユカリのように樹高 90 m を超える広葉樹も存在する。細胞レベルでは管径が同じ道管と仮道管の水透過性に差はなく（Pittermann *et al.* 2005）、個体全体で比較した場合も広葉樹と針葉樹の水透過性に差がないとの報告もある（Becker *et al.* 1999）。セイタカユカリでは梢端部ほど道管径が細く（xylem tapering）、キャビテーションに対する安全性が確保され、道管密度は梢端部ほど高くなるため、水透過性が維持されている（Petit *et al.* 2010）。仮道管の最大の長さが 5 mm であるとした場合、樹高 30 m の針葉樹の梢端部に供給される水は、少なくとも $6,000$ 個の仮道管を通過しなければならない。このため針葉樹の水透過性は、隣り合う仮道管をつなぐ有縁壁孔の構造に規定されると考えられる（Pittermann *et al.* 2005）。壁孔は通水経路における抵抗となる一方で、キャビテー

ションによるエンボリズムの拡大を防止する安全装置としての機能がある（Pittermann *et al.* 2010）。仮道管の壁孔膜には、エンボリズム発生時に壁孔開口部を覆うトールスと、これを支持しつつ水を通すマルゴが存在する。マルゴ部分はマイクロフィブリルの網目になっており、水が通る細孔がある。円管の場合と同様に、直径の大きな細孔ほど流量への貢献度が大きいため、マルゴの網目が粗いほど水透過性が高いが、安全性は低くなる。さらに、壁孔開口部の直径が大きいほど、またこれに対するトールスの面積が小さいほど水透過性が高くなるが、エンボリズムに対する安全性は低くなる（Bouche *et al.* 2014; Pittermann *et al.* 2010）。このように針葉樹の壁孔の構造は、隣り合う仮道管への高い水透過性を維持しつつ、安全性を確保するよう設計されている。

高木の通水構造における水透過性—安全性のトレードオフは、通水構造の個体内変異にもみられる。高木では日当たりのよい梢端部ほど蒸散要求が高く、水ストレスを受けやすいため、通水構造の安全性が高くなると考えられる（McCulloh *et al.* 2014; Phillips *et al.* 2002; Woodruff *et al.* 2016）。道管や仮道管の直径は水ストレスの少ない根で太く、梢端部の枝ほど細くなるため、梢端部ほど水透過性が低い（Domec *et al.* 2009; Dunham *et al.* 2007; McElrone *et al.* 2004）。樹高 80 m のダグラスファーにおいて、同じ高さから採取した幹と枝の仮道管では枝の方が仮道管の直径が小さく、エンボリズム耐性が高い（Domec and Gartner 2002）。また、ドイツトウヒ（*Picea abies*）において同じ高さの頂生枝と側生枝を比較した研究では前者のエンボリズム耐性が高く、樹高成長の要となる主軸の安全性が優先されていると考えられた（Mayr *et al.* 2003）。ダグラスファーでは高い位置の幹や枝ほど壁孔開口部の直径が小さくなるが、トールスの直径は変化しないため、相対的に壁孔開口部を覆うトールス面積（torus overlap）が大きくなりエンボリズム耐性が高くなる一方、水透過性は低下する（Domec *et al.* 2008）。

以上のように、水の長距離輸送を行う高木においては、高い水透過性だけでなく、エンボリズムの発生および拡大の抑制が、通水構造の安全性を確保するうえで重要である（Domec *et al.* 2009）。 Ψ_w の低下にともなう木部の水透過性の低下パターンは、木部脆弱性曲線（xylem vulnerability curve）として高木種の通水構造の安全性の指標になる（図-2）。たとえば、 Ψ_w の低下にともない木部の水透過性が急激に低下する種は、エンボリズム耐性が低く水ストレスに弱い（Ogasa *et al.* 2013）。一方、水透過性が緩やかに低下する樹種は水ストレス耐性が高い。図-2 は仮想的な2樹種における木部脆弱性曲線を比較したものである。エンボリズムによって水透過性が最大値の 50% に達したときの木部の Ψ_w (P_{50}) はエンボリズム耐性の指標であり、この値と日中の Ψ_w (Ψ_{day}) との差は木部の通水機能の安全域（safety margin）を表す。また、キャビテーションが発生する Ψ_w の閾値（ P_e , cavitation threshold）も通道組織の水ストレス耐性の指標になる。針葉樹の超高木では、梢端部の枝ほど P_{50} , P_e が低く、日中の Ψ に対して一定の安全域

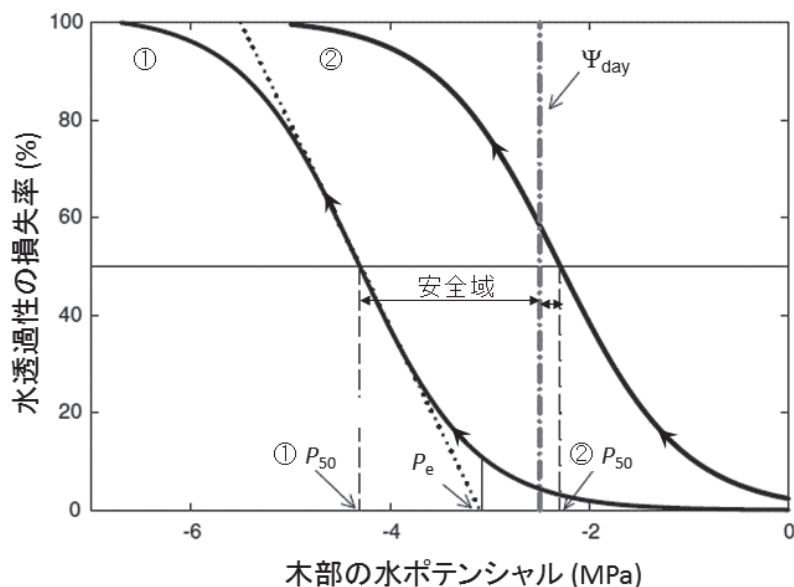


図-2. 仮想的な樹種の木部脆弱性曲線

気孔制御を行わず、水ストレス耐性が高い種 (①, anisohydric species) は、総じて木部の水透過性が低いが、 P_{50} (水透過性の損失率が50%まで低下する木部の水ポテンシャル) や P_e (水透過性が急激に失われエンボリズムが発生する木部の水ポテンシャル) が日中の木部の水ポテンシャル (Ψ_{day}) よりも低く、安全性の高い通水構造をもつ。一方、気孔制御によって水ストレスを回避し、水分的定常状態を保つ種 (②, isohydric species) は、 P_{50} が Ψ_{day} より高いため、日常的にエンボリズムが発生していると考えられる。このような種は、貯留水による Ψ_{day} の急激な低下の抑制や再水和機能によるエンボリズム修復など、通水制限を補償する仕組みをもつと考えられる (Woodruff *et al.* 2016 および Meinzer and McCulloh 2013 の図をもとに作成)。

を確保している (Burgess *et al.* 2006; Domec and Gartner 2002)。しかし、安全域は器官によっても異なり、ダグラスファーやポンデローサマツ (*Pinus ponderosa*) の葉やシュートでは、エンボリズムの発生による水透過性の著しい低下が頻繁に起きていることが報告されている (Johnson *et al.* 2009; McCulloh *et al.* 2014; Woodruff *et al.* 2007)。また広葉樹の高木では水ストレス耐性が低く、エンボリズムが日常的に発生していることが報告されている (Brodersen *et al.* 2010; Hao *et al.* 2013; Meinzer and McCulloh 2013; Taneda and Sperry 2008; Trifilo *et al.* 2014)。高木の梢端部では、エンボリズムにより葉やシュートなど比較的容易に再生する器官は通水経路から切り離され、幹や太い枝など通水構造の主流部分へのダメージの拡大が回避される (通水構造の分節化仮説, hydraulic segmentation hypothesis, Johnson *et al.* 2012; McCulloh and Meinzer 2015; Tyree and Ewers 1991)。よってエンボリズムは、通水経路におけるブレーカーのような役割をはたしていると考えられる。

樹木体内の通水抵抗は、水透過性を低下させる一方で、 Ψ_w を制御するレギュレーター (水圧制御装置) としての役割をもつ。また、樹木の通水経路において、気孔からの蒸散は水の流れを発生させるスイッチとしての役割をもち、気孔抵抗は系全体の通水抵抗の25~80%を占める重要な制御装置である (Buckley and Roberts 2005; Nardini *et al.* 2001; Sack and Holbrook 2006)。気孔の開閉は葉の水分状態 (葉の水ポテンシャル) に影響されるため、巨大な樹木においても、梢端部の気孔の開閉と個体全体の水分状態の間には、フィードバック制御が働いている。

気孔制御 (stomatal control) により水分的定常状態が保

たれる種 (isohydric species, 図2-②) では、 Ψ_w の低下に対して早期に気孔が閉鎖して水ストレスが回避されるが、光合成に必要な CO_2 を吸収できないため乾燥が長期に及ぶと生産量が低下して枯死に至る可能性がある (carbon starvation, McDowell 2011; Sevanto *et al.* 2014)。これに対し水分的定常状態が保たれない種 (anisohydric species, 図2-①) では、乾燥に対する気孔の感受性が低く、気孔閉鎖により Ψ_w を調節する機能をもたないかわりに高い水ストレス耐性を有し、乾燥条件下でも光合成を行うことができる (McDowell 2011; Zhang *et al.* 2012)。しかし、水ストレス耐性を高めるためには構造的コストや浸透調節を行うための化学的コストが必要であり、これらは水透過性や光合成生産と物質配分においてトレードオフ関係にある (Hacke 2016)。このため、気孔制御を行う種と行わない種のコスト=ベネフィットは相殺するとも考えられる。さらに、不均一な気孔開閉をする中間的な種もあり (Kamakura *et al.* 2015; Mott and Buckley 2000; Takanashi *et al.* 2006; Terashima 1992)、どちらの戦略が乾燥条件での生存や樹高成長にとって有利なのか結論づけることは難しい。

葉は通水経路の末端にあるため、高木では最も水ストレスを受けやすい。また、気孔の開閉は水分損失の制御と同時に CO_2 吸収量を規定するため、葉の水透過性は光合成生産と密接に関わっている (Aasamaa *et al.* 2001; Brodribb 2009)。それゆえ、梢端部の葉への水輸送の限界が、樹高成長を制限する最も重要な要因であると考えられてきた (Ryan *et al.* 2006; Tyree 2003)。一方、樹高の増加にともなう成長の低下は、水ストレスによる葉の水透過性の低下だけでは説明できないとする報告もある (Niinemets 2002)。

このことから、水分通道制限に対する何らかの補償メカニズムが働いていると考えられるとともに、樹高成長制限を考えるにあたっては、個体レベルの光合成生産に対する補償のコストを考慮する必要がある (Barnard and Ryan 2003; Ishii *et al.* 2014)。

III. 水分通道制限に対する補償メカニズム

Ψ_w の著しい低下により不可逆的なエンボリズム (run-away embolism) が発生した場合は、葉やシュート、枝が枯死すると考えられるが (Johnson *et al.* 2012; Meinzer and McCulloh 2013; Urli *et al.* 2013), 日常的なエンボリズムは修復され、また種によってエンボリズムの修復能力は異なる (Ogasa *et al.* 2013)。エンボリズムの修復における詳細な生理メカニズムはまだ明らかにされていないが、エンボリズムが発生した道管や仮道管内に周囲の柔細胞から能動的に糖が供給されることで浸透圧が低下し、水が再充填されると考えられている (壁孔膜浸透仮説, pit membrane osmosis hypothesis, Hacke and Sperry 2003; Nardini *et al.* 2011; Zwieniecki and Holbrook 2009)。広葉樹の木部柔細胞の割合が針葉樹よりも多いことは、広葉樹においてエンボリズムの発生と修復が頻繁に起きていることと一致する (Hacke *et al.* 2016)。一方、エンボリズムが繰り返し発生すると、道管や仮道管のキャビテーション抵抗性が低下することが報告されている (cavitation fatigue, Hacke *et al.* 2001)。

高木では根から葉への通水距離が長いこと、葉の蒸散要求が急激に高まると、根からの水分供給がこれに追いつかなくなる。このとき通水経路内に貯留水があれば、これが電気回路におけるコンデンサーのように働き、 Ψ_w の急激な低下やエンボリズムの発生を回避できる (Milne 1989; Scholz *et al.* 2011; McCulloh, 2014)。高木の場合、太い枝や幹の辺材部に貯留水があることが知られている (Holbrook 1995; Zweifel *et al.* 2001)。北米の針葉樹や新熱帯の広葉樹の高木では、1日の蒸散量のうち最大20~25%が辺材部の貯留水によって供給され、蒸散に対する貯留水の寄与は樹高の高い木ほど大きい (McCulloh *et al.* 2014; Meinzer *et al.* 2004; Meinzer *et al.* 2003; Phillips *et al.* 2003)。また、様々な樹種を比較したメタ解析では、貯水能 (capacitance) が低い樹種は P_{50} が低く、乾燥耐性が高い (約-3~-10 MPa)。これに対し、貯水能が高い種では共通して P_{50} が一定の値 (約-3 MPa) を示すことから、後者ではエンボリズムの発生が回避されていると考えられる (Scholz *et al.* 2011)。

乾燥地の多肉植物だけでなく、樹木の葉にも貯留水が存在する (Sack *et al.* 2003)。葉の貯水能は葉面積 (蒸散面積) および Ψ_w の変化量当たりの含水量の変化で表され、樹種によって $150 \sim 1,600 \text{ mmol m}^{-2} \text{ MPa}^{-1}$ の値が報告されている (Scholz *et al.* 2011)。葉の貯留水量は針葉樹で広葉樹よりも多いが (Brodribb *et al.* 2005), これまで報告された例では、木部の貯留水量の1/3以下であった。一方、最近の研究から、葉の貯留水は総量こそ少ないものの、光合成への寄与が大きいことが示唆されている。樹高100 m

以上のセコイアメスギ梢端の葉では、針葉樹特有の移入組織 (transfusion tissue) と呼ばれる維管束周辺部の組織が貯水機能をもつことが明らかにされ、またその最大貯水量は1日の蒸散量の約5倍に相当すると推定された (Ishii *et al.* 2014)。セコイアメスギは海霧や朝露が頻繁に発生するカリフォルニア州北部で樹高が最も高くなる。葉の貯留水の供給源は、霧や露、雨などの樹冠部に付着する水分である可能性が高く、葉の吸水・貯水能は根からの水分の長距離輸送を補っていると考えられる (Simonin *et al.* 2009)。スギやヒノキの葉にも同様の貯水機能・組織がある (図-3, Azuma *et al.* 2016; Shiraki *et al.* 2016)。スギの葉を凍結させて低温走査型電子顕微鏡 (cryoSEM) で観察した結果では、日中蒸散によって移入組織の仮道管内の貯留水が消費され、夜間に再充填されていること、さらに梢端部の葉ほど移入組織が大きく、日中の消費も夜間の貯留量も多いことが明らかになった (Azuma *et al.* 2016)。

このように、超高木において梢端部の葉の貯留水や特徴的な通道組織の構造は、日中の Ψ_w の極端な低下を回避し、光合成などの生理機能を維持する補償メカニズムとして機能していると考えられる。超高木の梢端部においても、これまで様々な植物で観察された膨圧を維持する現象が同様に観察されている (Woodruff *et al.* 2011)。セコイアメスギや秋田スギでは、樹冠内の高い位置ほど日中の Ψ_w は低いものの、水ストレスの指標であるしおれ点 (turgor loss point) における葉の Ψ_w は高さによらず一定であり (Ishii *et al.* 2014; Azuma *et al.* 2016), その値は、通常の高さの樹木で観察される値と同程度である。また、樹高50 m近いアジア熱帯の広葉樹においても、日中に低下した梢端部の Ψ_w が夜明け前には回復していたことから、梢端部は極端に強い水ストレスを受けていないと推察された (Kenzo *et al.* 2014)。

水分通道制限に対する個体レベルの補償メカニズムとして、通水経路における水の需要と供給の調節があげられる。葉面積ベースの水透過性 (LSC, leaf specific conductivity) は木部の水透過性をその位置より下流の葉面積で割ることで算出され、需要と供給のバランスから水利用特性を評価する指標である。ダグラスファーでは、樹高の高い個体ほど葉面積: 辺材面積比 ($A_L : A_S$) が小さいことから、成長とともに個体レベルのLSCが高くなることにより梢端部の水ストレスが緩和されると考えられる (McDowell *et al.* 2002)。また、同一個体内においては、幹よりも枝の方がLSCが低い (Domec *et al.* 2012)。LSCが低いほど、一定の蒸散量を維持するために必要な Ψ_w の勾配は大きくなるため、枝先へ向かうにつれて Ψ_w が急激に低下する。高木では、光資源が豊富な梢端部の水分状態を維持することが、成長や繁殖などの生存戦略においてきわめて重要で、前述のような水分通道制限に対する様々な補償メカニズムにより、高い光合成生産が期待される梢端部の水分状態や生理機能が維持されていると考えられる (Otoda and Ishii 2009; Sellin and Kupper 2005)。

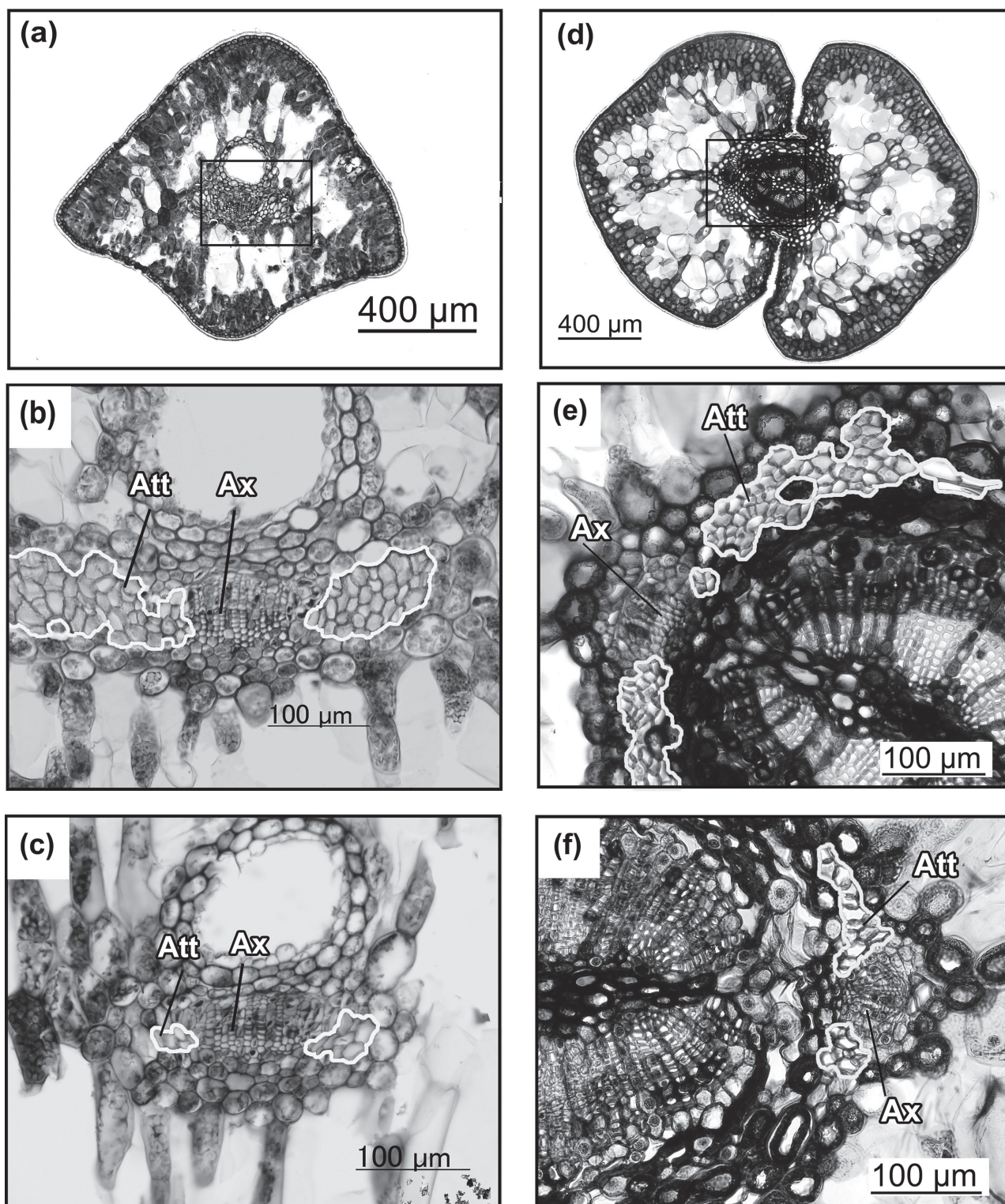


図-3. スギ (a~c) およびヒノキ (d~f) の葉の横断面の組織構造

(a) および (d) は樹冠上部の葉で、(b) および (e) は□で囲った部分の拡大図。樹冠上部では、木部の仮道管断面面積 (Ax) に対する移入組織の断面積 (Att) が下部 (c および f) よりも大きい (Azuma *et al.* 2016; Shiraki *et al.* 2016 を改変)。

IV. 高木の通水構造の可塑性と短期的変化

異なる樹種間で通水構造を比較し、それぞれの種の生存戦略における適応的な意義を考察した研究は多くみられる。しかし、通水構造の違いが種の適応の結果かどうかについては、進化的な究極要因なので推測することしかできない。近年、クレーンやタワー、ツリーライミングなど樹冠部へのアクセス手段の発達と測定機器の小型化・自動

化により、高木の樹冠部における試料採取や直接測定が可能になった。また、CryoSEM技術の発達により、瞬間的な細胞の状態を保存、観察できるようになった。同一種内で生育環境や生育段階、個体サイズによって通水構造がどのように変化するのかを調べた研究 (Ambrose *et al.* 2009; Domec and Gartner 2003) や、高木を対象に同一個体の樹冠内において、通水構造が高さや部位によりどう変異するのかを比較した研究が行われ (Azuma *et al.* 2016; Chin and

Sillett 2016; Ishii *et al.* 2014), 個体レベルの通水構造の順化反応に関する様々な知見が得られている。これらの研究は、環境条件に対する直接的な応答であるため、適応的な解釈が可能である。

個体内の変異から通水構造を規定する遺伝的要因や表現型可塑性について評価した研究はまだ少ない (Hacke 2016)。有用樹木の材質の変化については、遺伝学的研究が多くなされている (Brown *et al.* 2003; Hacke 2016; Kuramoto *et al.* 2000)。同様に、通水機能に関わる木部の組織構造にも幅広い遺伝的背景があることが、ポプラなどを対象とした研究から明らかになっている (Hacke 2016; Liepe *et al.* 2016)。遺伝的背景のわかっているカナリーマツ (*Pinus canariensis*) やフランスカイガンショウ (*Pinus pinaster*) を用いた common garden 実験では、耐乾性に寄与する特性の変異 (P_{50} や水透過性の低下) が表現型可塑性に起因することが示されており (Corcuera *et al.* 2011; Lopez *et al.* 2013), 通水機能に関わる形質について、樹木が高い可塑性をもつことが明らかになってきた。

一方で化学的な順化反応や貯留水の利用によって、木部の水透過性や水分状態は短期間に変化することも明らかになってきた。北米のカエデ属では、樹液流中のカリウムイオン濃度の短期的な増加によって、水透過性が増大することが示されている (ionic enhancement, Nardini *et al.* 2012)。10年生のスギで貯留水の日変化を測定した例では、1日の蒸散量のうち約10%が葉内の貯留水によって賄われ、午後には蒸散速度の低下に伴い葉へ先行して貯留水が再充填されていた (Himeno *et al.* in press)。また樹高50mのスギでは、葉内の移入組織内の水が日中の蒸散によって利用され、夜に再充填される現象が可逆的に生じる (Azuma *et al.* 2016)。巨大な樹木におけるこのような短期的な変化は、植物ホルモンなどを介したシグナルよりも速く伝わることから、 Ψ_w の変化のような水分生理的シグナル (hydraulic signal) への応答であると考えられるが、詳しいメカニズムはまだわかっていない (Brodribb 2009)。メカニズムの一つとして近年注目されているのがアクアポリンである (Hacke 2014)。アクアポリンは細胞膜中に存在するタンパク質のチャネルであり、シロイヌナズナやタバコなど草本類を対象として研究が発展し、その種類や機能は非常に多様で複雑である (e.g., 村井ら 2009; Martinez-Ballesta and Carvajal 2014)。ポプラを対象とした最近の研究では、光強度の上昇や相対湿度の減少による急な蒸散要求にともない、アクアポリンの転写産物量と根における水透過性が同時に上昇することが明らかとなっている (Laur and Hacke 2013)。また、葉内の放射方向への水輸送にも維管束内鞘に存在するアクアポリンが関係すると考えられている (Laur and Hacke 2014)。光や蒸散要求などの環境の変化に対する樹木の素早い生理反応には、水透過性を変化させる細胞膜中のアクアポリンが関与しているのかもしれない。

V. お わ り に

植物の水輸送と光合成は生存戦略と密接に関係しており、光合成の材料である水と光が植物のそれぞれ上下異な

る方向から供給されることは、高木にとって生育上の最大のジレンマである。さらに、高木の成長は蒸散による水分損失と CO_2 の吸収、水透過性と支持・安全性など、様々なトレードオフ関係に制限されている。樹木は巨大で固着性かつ長寿なため、実生から成木に至るまでの長い寿命の間に、多様に変化する環境条件に対する高い順化能力を保持しながら進化したと考えられる (Ishii *et al.* 2013)。長い進化の過程において、高木では通水・力学的支持・水ストレス耐性に関わる形質が最適化され、水分や栄養塩の垂直輸送、巨大な樹体の支持、様々な環境ストレスに対する耐性などを獲得してきたと考えられる (Hacke 2016)。高木の梢端部は光エネルギーが豊富で、高い光合成生産が可能であると同時に、根からの水輸送において最も物理的制限を受ける。一方、蒸散要求に耐えうる水分供給があれば高い光合成生産が期待できるため、高木では光合成生産を維持するための適応として、梢端部への水分供給を実現する仕組みが発達した。

高木の梢端部の葉やシュートの生理活性、解剖学的性質および外部形態は、光合成生産を最大限に保つよう変化する (Osada *et al.* 2014; Miyata and Kohyama 2016)。樹高成長が停止する直接の原因は、梢端部において光合成産物が垂直的な伸長成長へ分配されなくなることである。植物個体における高さ成長への物質配分の継時的変化については、草本群落において明らかにされているが (e.g., Nagashima and Hikosaka 2012)、高木の梢端部における光合成生産や物質分配については、今後より詳しく検討していく必要がある。今後は超高木で観察された現象が、通常の高さの樹木でも観察されるのか? など、様々な高木種に共通するメカニズムの探索が求められる。Kenzo *et al.* (2014) は、ボルネオ島のフタバガキ科の高木104種において、高さに対する共通した形態・生理特性の変化がみられることを示した。このように共存する複数の高木種に共通するメカニズムを明らかにすることで、機能形質の分化を介した群落動態の解釈が可能になる。森林群落において樹種ごとに最大到達樹高が異なる結果、森林の垂直構造が発達し、多種共存が可能になると考えられる (Kohyama 1993; Aiba *et al.* 2007; Ishii *et al.* 2013)。様々な森林において、高木種の最大樹高を規定する要因が、群落の種多様性とどのように関係しているのか? など群落レベルの現象との結びつきを考えるのも興味深い。

さらに高木では、通水構造の適応・順化によって樹冠内の葉の生理機能を維持する「水分生理的な恒常性 (hydraulic homeostasis)」が実現されていると考えられる (Bleby *et al.* 2012; Iogna *et al.* 2013; Midgley 2003)。超高木を対象としたこれまでの研究成果から、樹冠内の大きな環境変化や梢端部における極度の水ストレスに対する適応・順化反応および補償メカニズムなど、生理機能を維持する機構の解明が進んだ。しかしその巨大さゆえに高木の通水構造に関する研究は困難であり、未解明な点もまだ多い (Meinzer *et al.* 2010)。広葉樹に比べて木部の構造が単純な針葉樹でさえ、仮道管の太さと長さ、壁孔の構造と頻度といった数少ない特性のわずかな変化が、木部組織の水透過性に大き

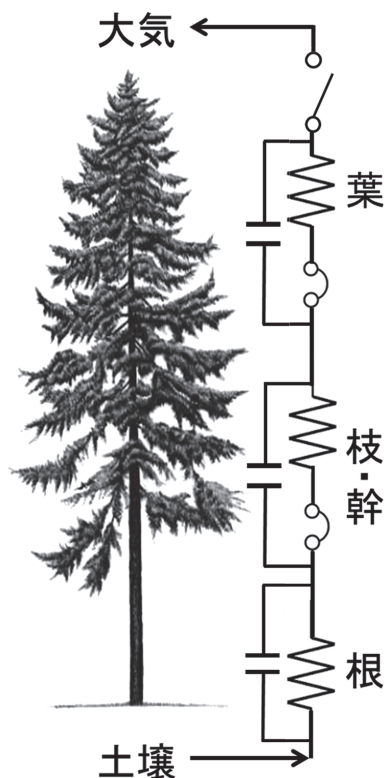


図-4. 高木の通水構造の概念図

高木の通水構造は抵抗（ ∇W_r ）だけが連なった単純な回路ではなく、通水機能を失った部位を切り離すブレーカー（ $\circ\circ$ ）、水を貯留するコンデンサー（ $\text{—}| \text{—}$ ）や通水を開始・停止するスイッチ（ \circ/\circ ）など、様々な機能を有する複雑な経路であることがわかってきた。

く影響する。また木部柔細胞の生理機能については、エンボリズム修復への関与が示唆されているものの、詳細な機能は不明である。最新の研究成果から高木の通水構造は教科書に示されているような抵抗だけが連なった単純な回路ではなく、ブレーカーのようにエンボリズムの発生によって通水を一時停止する機能や、コンデンサーのような貯水機能、レギュレーターのような通水調節機能、スイッチのような気孔制御機能など、様々な機能を備えた複雑な経路であることがわかってきた（図-4）。高木個体を俯瞰した研究の更なる発展により、通水構造を含む高木の生理機能の全体像が明らかになり、樹木という巨大な生物の仕組みについての総合的理解が進むことを期待する。

本稿は第一著者の平成28年日本森林学会賞受賞を記念して執筆された。ご推薦いただいた丸山温教授（日本大学）、宇都木玄博士（森林総研）、サポートしていただいた小池孝良教授（北海道大学）、北尾光俊博士（森林総研）および日本森林学会表彰委員会の皆様に感謝いたします。

注 記

- (注1) 水ポテンシャルは、純水を基準ゼロとする化学ポテンシャルで、水分子1モル当たりの自由エネルギー量として、圧力の単位（MPa）で表される。水は、水ポテンシャルの高い系から低い系へと移動する。植物体内の水ポテンシャルは負の値をとり、通常は根から葉にかけて低くなる。
- (注2) 通水経路における水の流速は、単位時間あたりの通水量を圧力勾配（水ポテンシャル差）で割った値である通水コンダクタンス（hydraulic conductance）で表される（種子田ら2016）。流量の単位は測定器官や方法（葉・根・枝など）に応じて mmol,

kg, m^3 , などが使われる。さらに、蒸散における気孔コンダクタンスのように、葉面積や木部断面積あたりの通水コンダクタンス（leaf/xylem area specific conductance: 単位は $\text{mmol s}^{-1} \text{m}^{-2} \text{MPa}^{-1}$ など）を用いることも多い。

一方、幹や枝の木部の水の通りやすさは、水分通導度（hydraulic conductivity: 通水コンダクタンスに通水経路の長さに乗じた値）や、これを木部の断面積で割った値である比通導度（xylem area specific conductivity）で表される。本稿では、専門外の読者にも理解しやすいよう、これらの概念を統合して「水透過性」と呼ぶことにする。

(注3) 張力の増大により通道組織内に気泡が発生し空洞化する現象。

引用文献

- Aasama K, Sber A, Rahi M (2001) Leaf anatomical characteristics associated with shoot hydraulic conductance and stomatal sensitivity to changes in leaf water status in temperate and deciduous trees. *Aust J Plant Physiol* 28: 765–774
- Aiba S *et al.* (2007) Comparative study of additive basal area of conifers in forest ecosystems along elevational gradients. *Ecol Res* 22: 439–450
- Ambrose AR, Sillett SC, Dawson TE (2009) Effects of tree height on branch hydraulics, leaf structure and gas exchange in California redwoods. *Plant Cell Environ* 32: 743–757
- Azuma W, Ishii HR, Kuroda K, Kuroda K (2016) Function and structure of leaves contributing to increasing water storage with height in the tallest *Cryptomeria japonica* trees of Japan. *Trees* 30: 141–152
- Barnard HR, Ryan MG (2003) A test of the hydraulic limitation hypothesis in fast-growing *Eucalyptus saligna*. *Plant Cell Environ* 26: 1235–1245
- Becker P, Tyree MT, Tsuda M (1999) Hydraulic conductances of angiosperms versus conifers: similar transport sufficiency at the whole-plant level. *Tree Physiol* 19: 445–452
- Bleby TM, Colquhoun IJ, Adams MA (2012) Hydraulic traits and water use of *Eucalyptus* on restored versus natural sites in a seasonally dry forest in southwestern Australia. *For Ecol Manage* 274: 58–66
- Bond W (1989) The tortoise and the hare: ecology of angiosperm dominance and gymnosperm persistence. *Biol J Linn Soc* 36: 227–249
- Bouche PS *et al.* (2014) A broad survey of hydraulic and mechanical safety in the xylem of conifers. *J Exp Bot* 65: 4419–4431
- Brodersen CR, McElrone AJ, Choat B, Matthews MA, Shackel KA (2010) The dynamics of embolism repair in xylem: in vivo visualizations using high-resolution computed tomography. *Plant Physiol* 154: 1088–1095
- Brodrribb TJ (2009) Xylem hydraulic physiology: The functional backbone of terrestrial plant productivity. *Plant Sci* 177: 245–251
- Brodrribb TJ, Holbrook NM, Zwieniecki MA, Palma B (2005) Leaf hydraulic capacity in ferns, conifers and angiosperms: impacts on photosynthetic maxima. *New Phytol* 165: 839–846
- Brodrribb TJ, Pittermann J, Coomes DA (2012) Elegance versus speed: examining the competition between conifer and angiosperm trees. *Int J Plant Sci* 173: 673–694
- Brown GR *et al.* (2003) Identification of quantitative trait loci influencing wood property traits in loblolly pine (*Pinus taeda* L.). III. QTL verification and candidate gene mapping. *Genetics* 164: 1537–1546
- Buckley TN, Roberts DW (2005) How should leaf area, sapwood area and stomatal conductance vary with tree height to maximize growth? *Tree Physiol* 26: 145–157
- Burgess SSO, Pittermann J, Dawson TE (2006) Hydraulic efficiency and safety of branch xylem increases with height in *Sequoia sempervirens* (D. Don) crowns. *Plant Cell Environ* 29: 229–239
- Chin ARO, Sillett SC (2016) Phenotypic plasticity of leaves enhances water-stress tolerance and promotes hydraulic conductivity in a tall conifer. *Am J Bot* 103: 796–807
- Corcuera L, Cochard H, Gil-Pelegrin E, Nottol E (2011) Phenotypic plasticity in mesic populations of *Pinus pinaster* improves resistance to xylem embolism (P_{50}) under severe drought. *Trees* 25: 1033–1042
- Cruiziat P, Cochard H, Ameglio T (2002) Hydraulic architecture of trees: main concepts and results. *Ann For Sci* 59: 723–752
- Domec J-C, Lachenbruch B, Meinzer FC, Woodruff DR, Warren JM, McCulloh KA (2008) Maximum height in a conifer is associated with conflicting requirements for xylem design. *Proc Nat Acad Sci* 105: 12069–12074

- Domec J-C, Lachenbruch B, Pruyn ML, Spicer R (2012) Effects of age-related increases in sapwood area, leaf area, and xylem conductivity on height-related hydraulic costs in two contrasting coniferous species. *Ann For Sci* 69: 17–27
- Domec JC, Gartner BL (2002) Age- and position-related changes in hydraulic versus mechanical dysfunction of xylem: inferring the design criteria for Douglas-fir wood structure. *Tree Physiol* 22: 91–104
- Domec JC, Gartner BL (2003) Relationship between growth rates and xylem hydraulic characteristics in young, mature and old-growth ponderosa pine trees. *Plant Cell Environ* 26: 471–483
- Domec JC, Warren JM, Meinzer FC, Lachenbruch B (2009) Safety factors for xylem failure by implosion and air-seeding within roots, trunks and branches of young and old conifer trees. *IAWA Bull* 30: 101–120
- Dunham S, Lachenbruch B, Ganio L (2007) Bayesian analysis of Douglas-fir hydraulic architecture at multiple scales. *Trees* 21: 65–78
- Ewers FW (1985) Xylem structure and water conduction in conifer trees, dicot trees, and lianas. *IAWA Bull* 6: 309–317
- Ewers FW, Rosell JA, Olson ME (2016) Lianas as structural parasites. In: Hacke UG (ed) *Functional and ecological xylem anatomy*. Springer, 163–188
- Hacke UG (2016) The hydraulic architecture of populus. In: Hacke UG (ed) *Functional and ecological xylem anatomy*. Springer, 103–131
- Hacke UG, Lachenbruch B, Pittermann J, Mayr S, Domec J-C, Schulte PJ (2016) The hydraulic architecture of conifers. In: Hacke UG (ed) *Functional and ecological xylem anatomy*. Springer, 39–75
- Hacke UG, Sperry JS (2003) Limits to xylem refilling under negative pressure in *Laurus nobilis* and *Acer negundo*. *Plant Cell Environ* 26: 303–311
- Hacke UG, Stiller V, Sperry JS, Pittermann J, McCulloh KA (2001) Cavitation fatigue. Embolism and refilling cycles can weaken the cavitation resistance of xylem. *Plant Physiol* 125: 779–786
- Hao GY, Wheeler JK, Holbrook NM, Goldstein G (2013) Investigating xylem embolism formation, refilling and water storage in tree trunks using frequency domain reflectometry. *J Exp Bot* 64: 2321–2332
- Himeno S, Azuma W, Ishii H, Gyokusen K: Leaf water maintains daytime transpiration in young *Cryptomeria japonica* trees. *Tree Physiol*: in press
- Holbrook NM (1995) Stem water storage. In: Gartner BL (ed) *Plant stems: physiology and functional morphology*. Academic Press, 151–174
- Holbrook NM, Burns MJ, Field CB (1995) Negative xylem pressures in plants: a test of the balancing pressure technique. *Science* 270: 1193–1194
- Iogna PA, Bucci SJ, Scholz FG, Goldstein G (2013) Homeostasis in leaf water potentials on leeward and windward sides of desert shrub crowns: water loss control vs. high hydraulic efficiency. *Oecologia* 173: 675–687
- Ishii H, Azuma W, Nabeshima E (2013) The need for a canopy perspective to understand the importance of phenotypic plasticity for promoting species coexistence and light-use complementarity in forest ecosystems. *Ecol Res* 28: 191–198
- Ishii H, Jennings GM, Sillett SC, Koch GW (2008) Hydrostatic constraints on morphological exploitation of light in tall *Sequoia sempervirens* trees. *Oecologia* 156: 751–763
- Ishii H, Takashima A, Makita N, Yoshida S (2010) Vertical stratification and effects of crown damage on maximum tree height in mixed conifer-broadleaf forests of Yakushima Island, southern Japan. *Plant Ecol* 211: 27–36
- Ishii HR, Azuma W, Kuroda K, Sillett SC (2014) Pushing the limits to tree height: could foliar water storage compensate for hydraulic constraints in *Sequoia sempervirens*? *Funct Ecol* 28: 1087–1093
- Johnson DM, McCulloh KA, Woodruff DR, Meinzer FC (2012) Hydraulic safety margins and embolism reversal in stems and leaves: why are conifers and angiosperms so different? *Plant Sci* 195: 48–53
- Johnson DM, Woodruff DR, McCulloh KA, Meinzer FC (2009) Leaf hydraulic conductance, measured in situ declines and recovers daily: leaf hydraulics, water potential and stomatal conductance in four temperate and three tropical tree species. *Tree Physiol* 29: 879–887
- Kamakura M, Kosugi Y, Takanashi S, Uemura A, Utsugi H, Kassim AR (2015) Occurrence of stomatal patchiness and its spatial scale in leaves from various sizes of trees distributed in a South-east Asian tropical rainforest in Peninsular Malaysia. *Tree Physiol* 35: 61–70
- Kenzo T, Ichie T, Watanabe Y, Yoneda R, Ninomiya I, Koike T (2006) Changes in photosynthesis and leaf characteristics with tree height in five dipterocarp species in a tropical rain forest. *Tree Physiol* 26: 865–873
- Kenzo T, Inoue Y, Yoshimura M, Yamashita M, Tanaka-Oda A, Ichie T (2014) Height-related changes in leaf photosynthetic traits in diverse Bornean tropical rain forest trees. *Oecologia* 177: 191–202
- Koch GW, Sillett SC, Jennings GM, Davis SD (2004) The limits to tree height. *Nature* 428: 851–854
- Kohyama T (1993) Size-structured tree populations in gap-dynamic forest - the forest architecture hypothesis for the stable coexistence of species. *J Ecol* 81: 131–143
- Kuramoto N, Kondo T, Fujisawa Y, Nakata R, Hayashi E, Goto Y (2000) Detection of quantitative trait loci for wood strength in *Cryptomeria japonica*. *Can J For Res* 30: 1525–1533
- Lachenbruch B, McCulloh KA (2014) Traits, properties, and performance: how woody plants combine hydraulic and mechanical functions in a cell, tissue, or whole plant. *New Phytol* 204: 747–764
- Larjavaara M (2014) The world's tallest trees grow in thermally similar climates. *New Phytol* 202: 344–349
- Laur J, Hacke UG (2013) Transpirational demand affects aquaporin expression in poplar roots. *J Exp Bot* 64: 2283–2293
- Laur J, Hacke UG (2014) Exploring *Picea glauca* aquaporins in the context of needle water uptake and xylem refilling. *New Phytol* 203: 388–400
- Liepe KJ, Hamann A, Smets P, Fitzpatrick CR, Aitken SN (2016) Adaptation of lodgepole pine and interior spruce to climate: implications for reforestation in a warming world. *Evol Appl* 9: 409–419
- Lopez R *et al.* (2013) Vulnerability to cavitation, hydraulic efficiency, growth and survival in an insular pine (*Pinus canariensis*). *Ann Bot* 111: 1167–1179
- Martinez-Ballesta MDC, Carvajal M (2014) New challenges in plant aquaporin biotechnology. *Plant Sci* 217–218: 71–77
- Mayr S, Gruber A, Bauer H (2003) Repeated freeze-thaw cycles induce embolism in drought stressed conifers (Norway spruce, stone pine). *Planta* 217: 436–441
- McCulloh KA, Johnson DM, Meinzer FC, Woodruff DR (2014) The dynamic pipeline: hydraulic capacitance and xylem hydraulic safety in four tall conifer species. *Plant Cell Environ* 37: 1171–1183
- McCulloh KA, Meinzer FC (2015) Further evidence that some plants can lose and regain hydraulic function daily. *Tree Physiol* 35: 691–693
- McCulloh KA, Sperry JS, Lachenbruch B, Meinzer FC, Reich PB, Voelker SL (2010) Moving water well: comparing hydraulic efficiency in twigs and trunks of coniferous, ring-porous, and diffuse-porous saplings from temperate and tropical forests. *New Phytol* 186: 439–450
- McDowell N *et al.* (2002) The relationship between tree height and leaf area: sapwood area ratio. *Oecologia* 132: 12–20
- McDowell NG (2011) Mechanisms linking drought, hydraulics, carbon metabolism, and vegetation mortality. *Plant Physiol* 155: 1051–1059
- McElrone AJ, Pockman WT, Martinez-Vilalta J (2004) Variation in xylem structure and function in stems and roots of trees to 20 m depth. *New Phytol* 163: 507–517
- Meinzer FC, James SA, Goldstein G (2004) Dynamics of transpiration, sap flow and use of stored water in tropical forest canopy trees. *Tree Physiol* 24: 901–909
- Meinzer FC, James SA, Goldstein G, Woodruff DR (2003) Whole-tree water transport scales with sapwood capacitance in tropical forest canopy trees. *Plant Cell Environ* 26: 1147–1155
- Meinzer FC, McCulloh KA (2013) Xylem recovery from drought-induced embolism: where is the hydraulic point of no return? *Tree Physiol* 33: 331–334
- Meinzer FC, McCulloh KA, Lachenbruch B, Woodruff DR, Johnson DM (2010) The blind men and the elephant: the impact of context and scale in evaluating conflicts between plant hydraulic safety and efficiency. *Oecologia* 164: 287–296
- Midgley JJ (2003) Is bigger better in plants? The hydraulic costs of increasing size in trees. *Trend Ecol Evol* 18: 5–6
- Milne R (1989) Diurnal water storage in the stems of *Picea sitchensis* (Bong.) Carr. *Plant Cell Environ* 12: 63–72
- Miyata R, Kohyama T (2016) Light-exposed shoots of seven coexisting deciduous species show common photosynthetic responses to tree height. *Oecologia* 182: 373–383

- Mott KA, Buckley TN (2000) Patchy stomatal conductance: emergent collective behaviour of stomata. *Trends Plant Sci* 5: 258–262
- Mullin LP, Sillett SC, Koch GW, Tu KP, Antoine ME (2009) Physiological consequences of height-related morphological variation in *Sequoia sempervirens* foliage. *Tree Physiol* 29: 999–1010
- 村井 (羽田野) 麻里・櫻井淳子・桑形恒男 (2009) 植物の水吸収に着目して地上部と地下部の結びつきを考える. *日生誌* 59: 43–54
- 鍋嶋絵里・石井弘明 (2008) 樹高成長の制限とそのメカニズム. *日林誌* 90: 420–430
- Nagashima H, Hikosaka K (2012) Not only light quality but also mechanical stimuli are involved in height convergence in crowded *Chenopodium album* stands. *New Phytol* 195: 803–811.
- Nardini A, Dimasi F, Klepsch M, Jansen S (2012) Ion-mediated enhancement of xylem hydraulic conductivity in four *Acer* species: relationships with ecological and anatomical features. *Tree Physiol* 3: 1434–1441
- Nardini A, Lo Gullo MA, Salleo S (2011) Refilling embolized xylem conduits: is it a matter of phloem unloading? *Plant Sci* 180: 604–611
- Nardini A, Tyree MT, Salleo S (2001) Xylem cavitation in the leaf of *Prunus laurocerasus* and its impact on leaf hydraulics. *Plant Physiol* 125: 1700–1709
- Niinemets U (2002) Stomatal conductance alone does not explain the decline in foliar photosynthetic rates with increasing tree age and size in *Picea abies* and *Pinus sylvestris*. *Tree Physiol* 22: 515–535
- Ogasa M, Miki N, Murakami Y, Yoshikawa K (2013) Recovery performance in xylem hydraulic conductivity is correlated with cavitation resistance for temperate deciduous tree species. *Tree Physiol* 33: 335–344
- Osada N, Okabe Y, Hayashi D, Katsuyama T, Tokuchi N (2014) Differences between height- and light-dependent changes in shoot traits in five deciduous tree species. *Oecologia* 174: 1–12
- Oldham AR, Sillett SC, Tomescu AMF, Koch GW (2010) The hydrostatic gradient, not light availability, drives height-related variation in *Sequoia sempervirens* (Cupressaceae) leaf anatomy. *Am J Bot* 97: 1–12
- Osada N, Okabe Y, Hayashi D, Katsuyama T, Tokuchi N (2014) Differences between height- and light-dependent changes in shoot traits in five deciduous tree species. *Oecologia* 174: 1–12
- Otoda T, Ishii H (2009) Basal reiteration improves the hydraulic functional status of mature *Cinnamomum camphora* trees. *Trees* 23: 317–323
- Petit G, Pfautsch S, Anfodillo T, Adams M (2010) The challenge of tree height in *Eucalyptus regnans*: When xylem tapering overcomes hydraulic resistance. *New Phytol* 187: 1146–1153
- Phillips N, Bond BJ, McDowell NG, Ryan MG (2002) Canopy and hydraulic conductance in young, mature, and old Douglas-fir trees. *Tree Physiol* 22: 205–211
- Phillips NG, Ryan MG, Bond BJ, McDowell NG, Hinckley TM, Cermak J (2003) Reliance on stored water increases with tree size in three species in the Pacific Northwest. *Tree Physiol* 23: 237–245
- Pittermann J, Choat B, Jansen S, Stuart SA, Lynn L, Dawson TE (2010) The relationships between xylem safety and hydraulic efficiency in the Cupressaceae: the evolution of pit membrane form and function. *Plant Physiol* 153: 1919–1931
- Pittermann J, Sperry JS, Hacke UG, Wheeler JK, Sikkema EH (2005) Torus-margo pits help conifers compete with angiosperms. *Science* 310: 1924
- Pittermann J, Sperry JS, Wheeler JK, Hacke UG, Sikkema EH (2006) Mechanical reinforcement of tracheids compromises the hydraulic efficiency of conifer xylem. *Plant Cell Environ* 29: 1618–1628
- Pockman WT, Sperry JS, O'Leary JW (1995) Sustained and significant negative water pressure in xylem. *Nature* 378: 715–716
- Ryan MG, Phillips N, Bond B (2006) The hydraulic limitation hypothesis revisited. *Plant Cell Environ* 29: 367–381
- Sack L, Cowan PD, Jaikumar N, Holbrook NM (2003) The 'hydrology' of leaves: co-ordination of structure and function in temperate woody species. *Plant Cell Environ* 26: 1343–1356
- Sack L, Holbrook NM (2006) Leaf hydraulics. *Ann Rev Plant Biol* 57: 361–381
- Santiago LS *et al.* (2004) Leaf photosynthetic traits scale with hydraulic conductivity and wood density in Panamanian forest canopy trees. *Oecologia* 140: 543–550
- Scholz FG, Phillips NG, Bucci SJ, Meinzer FC, Goldstein G (2011) Hydraulic capacitance: biophysics and functional significance of internal water sources in relation to tree size. In: Meinzer FC, Lachenbruch B, Dawson TE (eds) Size- and age-related changes in tree structure and function. Springer, 341–361
- Sellin A, Kupper P (2005) Effects of light availability versus hydraulic constraints on stomatal responses within a crown of silver birch. *Oecologia* 142: 388–397
- Sevanto S, McDowell NG, Dickman LT, Pangle R, Pockman WT (2014) How do trees die? A test of the hydraulic failure and carbon starvation hypotheses. *Plant Cell Environ* 37: 153–161
- Shiraki A, Azuma W, Kuroda K, Ishii HR (2016) Physiological and morphological acclimation to height in cupressoid leaves of 100-year-old *Chamaecyparis obtusa*. *Tree Physiol* 2016 1–10 doi: 10.1093/treephys/tpw096
- Simonin KA, Santiago LS, Dawson TE (2009) Fog interception by *Sequoia sempervirens* crowns decouples physiology from soil water deficit. *Plant Cell Environ* 32: 882–892
- Sperry JS, Meinzer FC, McCulloh KA (2008) Safety and efficiency conflicts in hydraulic architecture: scaling from tissues to trees. *Plant Cell Environ* 31: 632–645
- Steudle E (1995) Trees under tension. *Nature* 378: 663–664
- Takanashi S, Kosugi Y, Matsuo N, Tani M, Ohte N (2006) Patchy stomatal behavior in broad-leaved trees grown in different habitats. *Tree Physiol* 26: 1565–1578
- 種子田春彦・大條弘貴・大塚晃弘 (2016) 根、茎、葉の水の流れやすさを測る—測定手法とそこからわかること—。 *日生態誌* 66: 447–464
- Taneda H, Sperry JS (2008) A case-study of water transport in co-occurring ring versus diffuse-porous trees: contrasts in water-status, conducting capacity, cavitation and vessel refillings. *Tree Physiol* 28: 1641–1651
- Terashima I (1992) Anatomy of non-uniform leaf photosynthesis. *Photosynth Res* 31: 195–212
- Tng DYP, Williamson GJ, Jordan GJ, D.M.J.S. B (2012) Giant eucalypts - globally unique fire-adapted rain-forest trees? *New Phytol* 196: 1001–1014
- Trifilo P, Raimondo F, Lo Gullo MA, Barbera PM, Salleo S, Nardini A (2014) Relax and refill: xylem rehydration prior to hydraulic measurements favours embolism repair in stems and generates artificially low PLC values. *Plant Cell Environ* 37: 2491–2499
- Tyree MT (1988) A dynamic model for water flow in a single tree: evidence that models must account for hydraulic architecture. *Tree Physiol* 4: 195–217
- Tyree MT (2003) Hydraulic limits on tree performance: transpiration, carbon gain and growth of trees. *Trees* 17: 95–100
- Tyree MT, Ewers FW (1991) The hydraulic architecture of trees and other woody plants. *New Phytol* 119: 345–360
- Urli M, Porte AJ, Chochard H, Guengant Y, Burret R, Delzon S (2013) Xylem embolism threshold for catastrophic hydraulic failure in angiosperm trees. *Tree Physiol* 33: 672–683
- Woodruff DR, McCulloh KA, Warren JM, Meinzer FC, Lachenbruch B (2007) Impacts of tree height on leaf hydraulic architecture and stomatal control in Douglas-fir. *Plant Cell Environ* 30: 559–569
- Woodruff DR, Meinzer FC (2011) Size-dependent changes in biophysical control of tree growth: the role of turgor. In: Meinzer FC, Lachenbruch B, Dawson TE (eds) Size- and age-related changes in tree structure and function. Springer, 363–384
- Woodruff DR, Meinzer FC, McCulloh KA (2016) Forest canopy hydraulics. In: Hikosaka K, Niinemets U, Anten NPR (eds) Canopy photosynthesis: from basics to applications. Springer, 187–216
- Zhang Y, Chen HYH, Reich PB (2012) Forest productivity increases with evenness, species richness and trait variation: a global meta-analysis. *J Ecol* 100: 742–749
- Zimmermann MH (1983) Xylem structure and the ascent of sap, Springer-Verlag
- Zweifel R, Item H, Hasler R (2001) Link between diurnal stem radius changes and tree water relations. *Tree Physiol* 21: 12–13
- Zwieniecki MA, Holbrook NM (2009) Confronting Maxwell's demon: biophysics of xylem embolism repair. *Trends Plant Sci* 14: 531–534