樹木の寿命と老化

誌名	鳥取大学農学部演習林研究報告
ISSN	00825379
著者名	小笠原,隆三
発行元	鳥取大学農学部附属演習林
巻/号	17号
巻号補足	
掲載ページ	p. 255-274
発行年月	1988年3月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター
Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council Secretariat

研究資料

樹木の寿命と老化

小笠原 隆三*

Longevity and Senescence of Trees

Ryuzo OGASAWARA*

目 次

Ⅰ．緒言 …… 255
Ⅱ．樹木の寿命 …… 256
1．樹木の個体としての寿命 …… 256
2．樹木のクローンとしての寿命 …… 260
Ⅲ 樹木の老化 …… 262
1．樹木の生長・老化の特性 …… 262
2．樹木の老化と環境 …… 264
3．樹木の老化の原因 …… 265
Ⅳ 若返り …… 268
引用文献 …… 270
参考文献 …… 272

Ⅰ 緒 言

寿命，老化の問題は，生物学の最も基本的な重要課題の一つであり，かつ永遠の課題とも云われている。

林業，林学の分野においても，樹木という生物を対象としていることから樹木の寿命，老化の問題は最も基本的重要課題であることにはかわりはない。

しかし，これまで樹木の寿命，老化の問題の実用的意義が理解されにくく，その必要性が認められなかったこともあって，この分野の研究はほとんど行われてこなかった。

一般に樹木は長命であることはよく知られているが，たとえ長命であっても他の一般生物と同様に寿命というものがあり，老化してやがて死ぬべきものと思われている。しかし，一

※鳥取大学農学部 農林総合科学科 森林生産学講座
※ Department of Forestry Science, Faculty of Agriculture, Tottori University

方では樹木には本来寿命というものはないとする樹木寿命無限論が依然としてつよく存在している。例えば，木本植物は事故とか病気とかがおこらない場合には，枝が重くて支えきれなくなるような機械的な問題を除けば，無限に生き続けられない理由は見当らないとするもの[34]や樹木の老化は同化と呼吸の釣合いの破れることからおこるもので，孤立木のようにまわりからの制約もなく大きくなっていくものでは理論的には老化，寿命は存在しないとするもの[28,33]などがそうである。

老化，寿命の問題は複雑，多岐であり，とくに樹木の場合その仕組等についてほとんどわかっていないと云ってよい。

こうした段階で樹木の寿命，老化の問題を論ずることは極めて困難であり，空想のそしりはまぬがれないと思われるが，今後この分野の調査研究の一助になればと考え，あえてとりまとめたものである。

II 樹木の寿命

1．樹木の個体としての寿命

一般に，生物の個体には寿命というものがあり，無限に生きることはできないものと思われている。しかし，一部にはある種の生物には一定の寿命というものがなく無限に生きることが可能であるとする考え方があり，その無限に生きる可能性をもった生物の中に樹木も入っている。これまでみられる樹木の寿命が無限であるとする考え方の主なものをあげると次のようである。

① 生物には，特定の大きさに達すると生長がとまり，やがて生命が終焉するものと，生長がとまらずいつまでも生きることのできるものに分けられ，その後者に樹木，サンゴ，海綿等がある。[2]

樹木には定まった固有の大きさ（上限）がないから，生育条件さえととのっているならいつまでも生長し生存できるとするものである。

② 樹木の生長点は，樹令に関係なく常に若いものであり，従って老化して死ぬことはない。[3]

5年生の樹木であれ，500年生の樹木であり，生長点は常に若く，毎年細胞分裂をして一年生葉など新しい組織・器官をつくっていくもので，老化していくことはないとするものである。

③ 樹木は，同化量が呼吸量をうわまわっているかぎりいつまでも生存可能であり，老化や死は同化量と呼吸量のバランスがくずれることによっておこるものである。[28] 樹木は，一般には集団で生育しているため，生育していくにつれ相対密度が高まり競争がきびしくなっていき，同化器官である葉の量の非同化器官である材部に対する割合が低下していく。そして

やがて呼吸による消費量が光合成による同化量をうわまわるようになって死をもたらすことになる。それに対し，神社や寺の境内にみられる孤立木のようなものでは，周囲からの制約をうけることがないため，同化器官である葉をどんどん増加させることが可能であり，同化量と呼吸量のバランスがやぶれることがなくいつまでも生存が可能であるとするものである。④ 樹木の老化は，樹体の大きさ，林分閉鎖，嫌地性の3つが原因でおこるもので，これをのぞくと無限に生存が可能である[2)]。

その他，個体の寿命という概念からはずれるとみられるもので，樹木は挿木のくりかえしができるから寿命が無限であるとする考え方や樹木は芽とか細胞という個体の聚合体であり，芽とか細胞という個体に死があっても聚合体には死がないとする考え方などがある。

もし，樹木の個体の寿命が本来無限なものであるとしたならば，それをうらずけるような長命な樹木が存在しているであろうか。

世界でこれまで知られている長命な樹木の主なものをひろってみるとアフリカのバオバブで約5,000年，アメリカのセコイアで約4,000年などがとびぬけて長命である。

我国では屋久島の縄文杉がとびぬけており，樹令7,000年とされてきたが実際はそれをかなり下回るようだ。その他，3,000年またはそれ以上のものとしてはスギ（鹿児島〔屋久島の大王杉〕），クスノキ（佐賀），イチイ（北海道），カヤ（山梨）などがあり，2,000年クラスではスギ（高知，滋賀，兵庫，秋田，石川，鹿児島），イチョウ（長野），カシ（広島），ケヤキ（広島），カヤ（埼玉），イチイ（鳥取）などがある[31)]。

我国では，スギ，クス，カヤ，イチョウ，サクラ，ケヤキ，マツ，ヒノキなどで長命なものが多くみられるが，それでも樹令1,000年をこえるものは稀である。

では，この地球上に樹木が出現したのは一体いつの頃のことであろうか。

木生シダの巨大な森林をつくったのは古生代のデボン紀または石炭紀とされ，今から3，4億年も昔のことである。裸子植物の針葉樹は，それよりあとになるが少なくともジュラ紀にはマツ，セコイア等は分布していたようだ。被子植物の広葉樹になるとさらにそれより後になるが，ナラ，クルミ，カエデ等はすでに白亜紀にはかなり広く分布していたらしい。いずれにしても，現存する樹種でも気の遠くなるような大昔にこの地球上に出現していたことになる。

しかるに，現在この地球上に存在する長命な樹木はせいぜい数千年が最高で，しかもその数はごく微々たるものである。これらの超長命な樹木でも，樹木が地球上に出現した年代からみるとごくごく最近のものでしかないのである。

もし，樹木の寿命が本来無限なものであるならば，もっと長命な樹木がもっと多く存在してもよいはずである。

こうした疑問に対して，樹木の寿命は本来無限なものであるが，長い年月の間には気象変化，地殻変動など不測の災害によって長命を保てなかったとする説明[28)]がみられる。しかし，

これだけでは超長命樹が多く存在しないことの理由として不十分であろう。

一般には単細胞生物には個体の寿命いう概念はなく，多細胞生物になって寿命という概念が生れてきたとされている。細菌のように単細胞からなる生物では，正常な環境条件下におかれているかぎり2分裂をくりかえしていく。このような生物には2分裂をくりかえしていくかぎり個体の死というものはない。すなわち，これら2分裂をくりかえしていく生物にはユニリア・エイジングとかクローン・エイジングによる死はあっても一般にいう個体の死とか寿命とかいう概念は生れてこない[18]。

多細胞生物になると何故個体の死とか寿命とかという概念が生れてくるかについては次のような考え方が有力とされている。

多細胞生物になると個々の細胞に機能の分化がおこり，個々の細胞には自分勝手な行動がゆるされなくなるとするものである。すなわち，多細胞生物になると生殖細胞として機能するものと体細胞として機能するものとに大きく分かれ，個体としての全体的制約ができ，個々の細胞が勝手に分裂増殖できなくなる。このように細胞に機能の分化がおこると生殖機能をもつものは分裂して生存を続けるが，大部分を占める体細胞の方は分裂能力が低下し，やがて死んでしまう。このことが個体の死につながっていくものである。

このようなことは，多細胞生物のみならず単細胞生物でも集団で生活するものではしばしばみとめられることである。例えば，プレオドリーナやボルボックスなどで集団で生活する場合に，あるものは生殖細胞として機能し分裂をつづけるが他は体細胞として機能しやがて分裂能力がなくなって死んでしまうという。また，ある種の粘菌のようにアメーバー状の個体が集まり，ナメクジ状となり，さらにキノコ状となり，そこで胞子となったものが再びアメーバー状となっていくことなどがよく知られている。

このように，単細胞生物でも，それが集団で生活するようになると機能の分化がおこり，生殖細胞とし機能するものだけが分裂していくが，体細胞として機能するものは分裂能力を失い死んでいく。

多細胞生物では個体を形成している細胞のほとんどが体細胞であり，体細胞の死，すなわち個体の死ということになる。

死とか寿命とかいうものは，個体のもつ細胞の集団性にもとずくもので，機能の分化と増殖の限界とも密接にかかわりをもつもののようである。

こうしたことを考えると，同じ多細胞生物である樹木が個体として無限に生存できるとする樹木寿命無限説は疑問となってくる。

もし，樹木の寿命が無限であるとしたならば，いろいろと説明しにくいことがでてくるのではなかろうか。

樹木が無限に生存できるものならば，樹体もまた無限に大きくなっていかなければならなくなる。樹木は，一般高等動物にみられるようにある大きさに達するとそれ以上大きくなら

ないものと異なり，生育とともに樹体を大きくしていく。すなわち，形成層は外側へ篩部を，内側へ木部を形成し，形成層自体は外側へ移動していくため樹体は次第に大きくなっていく。樹体が無限に大きくなっていくとした場合，はたして生活が可能であろうか。

樹木が生活をしていくためには地中から水や養分を吸収し頂部の器官までくばらなければならない。

現在，地球上で最も高い樹木は，アメリカのレッドウッドで樹高が110m余とされている。（オーストラリアでは150mのユーカリがあったともいわれている）

高い樹木の頂端まで水を上昇させる機構としては凝集力説が最も有力とされている。[6,7] これは，葉の蒸散作用の結果葉に吸水力が生じ，この吸水力が水の凝集力によってできた水の柱をひっぱりあげるとするものである。

この吸水力は大きく理論的には100mも数100mも可能であるが決して無限ではない。また，現実には100m以下とみられる樹木でも頂部ほど水条件がわるくなり，葉の光合成能力が落ちること[17]や死をまねくことが指摘されている。[12,15] 樹木は頂部の葉ほど水ストレスをうけやすくなり，樹木は光の面で草本植物との競争に有利な反面，高い部位の乾燥問題に悩むという矛盾をかかえているという[6]。

とにかく，樹木の樹高生長は水の面からみても限界があるとみてもよい。樹木も他の多細胞生物と同様に細胞の分業が行われるべく統制系統が確立したとともに増殖能力の制御ができ，無制限に大きくなることができなくなったとみるべきであろう。

以上のような考え方に対して，樹体が無制限に大きくならなくても，ある大きさで同化量と呼吸量と釣合った状態にあるならば，無限に生きることが可能ではないかとする考え方もあろう。しかし，この考え方にも無理がある。

いま，もし樹体がある大きさのままで光合成による同化量と呼吸による消費量が釣合った状態で生存しているとした場合，細胞の分裂は行われず同化器官である葉も非同化器官である木部も新たに形成されないことになる。細胞は分裂しない状態では無限に生存することはできないものである。細胞の生活史は分裂，融合，死のいずれかで終えるものとされている。[30]

細胞は，何故分裂しない状態で永久に生存できないかは必ずしもよくわかっていないようだが，細胞がある大きさ以上になると体積の増加と表面積の増加の度合が異なるため物質の取り入れ，排出が困難になるためとか，細胞が分裂しないままの状態にあると代謝産物として老廃物とか有害物質とが蓄積して死をもたらすことなど云われている[35]。とにかく，樹木の細胞も分裂しない状態で無限に生存できないことはたしかである。

植物の細胞が分裂せずに生存できる期間は種により，また，同じ種でも器官によっても異なるものである。

大賀ハスの種子のように特殊な環境下におかれたものは別として，発芽生長したものではそれほど長いものでない。アフリカのカリハリ沙漠の Welwitshia は 2 枚の子葉だけで約100

年生きるとされているが,[11] おそらくこれが最長の部に入ろう。

樹木の葉の場合, Picea excelsa のように低地において4～6年, 高山で10～13年[11]が最高の方で, 落葉樹のように1年以内のものもみられる。

木部では, Sequoiadendron の放射組織で約100年[11], Camegia の放射組織で100年余[12]などが最高で, 一般には1年以内かせいぜい数年までである。

樹木の個体としての寿命の長いのは, 決してそれを構成している細胞自体が長命だからでなく, むしろ個々の細胞は短命であるが, どんどん分裂していく体制ができているためだからである。

従って, 樹木はある大きさのところで同化量と呼吸量が釣合った状態にあるとしても, 無限に生き続けることは不可能なのである。

以上のことから, 樹木は気象災害や地殻変動による災害をこうむらない場合でも無限に生存することのできない生物とみるべきである。

2. 樹木のクローンとしての寿命

樹木は, 挿木のくりかえしができるから寿命が無限であるとの考え方[8]がある。しかし, この考え方には問題がある。確かにさしきのように栄養繁殖によって得られた樹木は母樹と全く同じ遺伝形質をもっているが, 同じ遺伝形質をもつことと同じ個体であることとは別問題である。挿木増殖のくりかえしをもって個体の寿命の延長とみるべきでなく, 別の新しい個体形成のくりかえしであって, 体細胞を通しての系統とか種の継続とみるべきものである。従って, このような場合は個体の寿命という概念はあてはまらない。

挿木をくりかえしていく場合, 栄養繁殖をくりかえしていくことにより, いつか老化して死に至るかどうか, すなわち, クローンとしての老化や寿命があるかどうかという新しい問題が生じてくる。

ブドウ, イチジク, バナナのなかには有史以前からさしき増殖がくりかえされてきたことやヒガンバナ, ミズコケの例などから, 頂端の分裂組織は永久に生長が可能とみる人が多い。

しかし, 一方ある種の作物などで栄養繁殖をくりかえしていくと, やがて使いものにならないものがみられることから, 栄養繁殖のくりかえしが無限に可能とすることに対して疑問もみられる。

樹木の挿木において, 母樹が老令のものであろうと壮令のものであろうと得られた苗は若返っているとする説[2]と, 老令の母樹からの挿木苗は老令木の性質をそのまま継続し若返えることはないとする説[15]がみられる。しかし, これはどちらも誤りとみてよい。

個体を形成している細胞とか組織というものは, それが個体内にある場合と個体から切り離された場合とで, その性質に何か違いがあるものであろうか。

1枚の葉を個体から切り離して培養液で育てると, 個体についていた場合よりも大きくな

ること[18]や個体から切り離された細胞とか組織が，母体がとうに死んだ後も依然として培養基上で生き続けることはよく知られたことであり，細胞とか組織の生長，老化，寿命といったものは，それが個体内にある場合と外にある場合とでは必ずしも同じでない。

多細胞生物の細胞は，それが個体の構成員としてある場合は分化と増殖の制約をうけ勝手な分裂増殖ができなくなり，その中には分裂能力が低下してやがて死んでしまうものがでてくる。しかし，細胞そのものには分裂を停止して死ぬべき原因はなく，個体から切り離された細胞は条件さえととのえばいつまでも分裂増殖ができるものであるとする考え方がある。

この考え方からすれば，母樹から切り離された細胞または組織は母樹からの制約から解放されたことになり，それが再分化して個体になる場合は全く新しい個体として出発することになる。従って，こうした増殖のくりかえしは無限に可能ということになる。

しかし，個体から切り離された細胞や組織自体に死ぬべき原因はないとする考え方は必ずしも正しくないようだ。

多細胞生物の細胞のように個体としての制約をうけることのない単細胞生物でさえ，無性的には無限に分裂増殖できるとはかぎらない。例えば，原生動物を無性的に分裂増殖させていくうちについに分裂能力を失うようになり，クローン・エイジングがみとめられている。[18]

この場合，クローン・エイジングがすすむにつれ染色体の異常が多くみられるようになるという。

高等動物の場合，体の一部は培養でき，もとの個体が死んだ後も生き続けていることはよく知られている。このような場合の細胞が無限に分裂増殖できるかどうかは複雑らしい。

人のフイブロブラストのように先天的に分裂回数の決っているものもあることはよく知られている。

このような細胞では，固有の生物時間を内在していて，これが代謝をはじめると途中で代謝をとめることがあったとしても，生物時間は連続加算されていくものとされている。

はっきりとした分裂回数を先天的にもたないものでも，正常な細胞分裂がいつまでも続くものではないようだ。多くの高等動物の細胞を培養すると，ガン細胞のようなものは別として正常な2倍体細胞ではいくら培養基をかえても継代培養を続けていくうちに，いつかは分裂能力が落ちて死滅するという[18]。

正常な細胞でも培養をくりかえしていくうちに非増殖細胞が増えていくとともに染色体に異常が生じるものができ，このような異常細胞の中に無限に分裂増殖できるとみられるものがあるという[18]。

ガン細胞のように自律増殖性を獲得した異常細胞では無限に分裂増殖が可能であっても，正常な細胞では寿命のようなものがあり，いつまでも分裂増殖ができないもののようである。

高等植物の場合はどうであろうか。

植物の組織培養においても，培養をくりかえしていくうちにさまざまな老化現象がみとめ

られるという[18]。

植物の場合，芽，葉，根などを培養すると，しばしば分化の方向性を失った無定形に増殖するカルスという細胞群ができる。このカルスは分裂をくりかえしているうちに幼胚をつくり，胚発生の過程をへて個体にまで発達することはよく知られている。

このようなカルスも培養を続けているうちに，芽や根などを形成する再分化能力が次第に低下していくという[9,35]。

そして，カルスそのものの増殖速度がはやくなり，細胞と細胞との結びつきが弱くなりバラバラに遊離しやすくなり，異常な染色体をもつものが増加していくという[35]。異常な染色体をもつものが増加していく点は動物細胞の培養の場合と同じであり，細胞相互の結合性が低下していく点はガン細胞に似ている。

これらのことからみて，個体から切り離されて培養された植物細胞も動物細胞と同様に無限に分裂増殖できるものがあるとしても，それは正常な細胞ではなく異常な細胞とみることができそうである。

ポテト，キクなどで栄養繁殖をくりかえしていくと数十年後にはバイラスに浸されやすくなって死滅することが知られているが，これは直接の死は病気であっても，クローン自体のエイジングの結果をたどる運命とされている[19]。

樹木の場合，挿木によるものは実生によるものにくらべて一般に寿命が短いとされ，また，萠芽更新による広葉樹林は，それを何回かくりかえしていくうちに萠芽能力，生長能力などがおとろえ老化していくことがよく知られている。

以上のように，動物でも植物でも無性的な細胞分裂が無限に可能かどうかについては否定的なデーターが多い。しかし，老化現象は複雑，多岐であり，そのあらわれ方は種によって異なるのみならず，同じ種でも器官によって異なることがあり，資料の不十分な現状では挿木のような栄養繁殖が無限に可能かどうか判断することは適当ではない。しかしながら，現時点では樹木の栄養繁殖が無限に可能とみるよりは不可能とみる方が妥当であろう。

III 樹木の老化

1．樹木の生長・老化の特性

一般に，樹木が老令になっていくにつれ樹型に変化がみられ，また，同じ1年生葉でも若い木のものにくらべて小さくなったり，切れこみが浅くなったりする。また，生理的変化では老令になるにつれ再生能力の低下や枝の極性の低下などがみられるようになる。

樹木の個体としての老化をみる場合，その生長体制が大きなかかわりをもってくる。樹木のような高等植物の生長体制は高等動物のそれと大きく異なっている。

樹木は，毎年細胞の分裂増殖を行って新しい組織や器官を形成して樹体を大きくしていく。

同化器官である葉は毎年新しく形成され，落葉樹のようにその年のうちに枯れ落ちるものや常緑樹のように2年か数年生きてから枯れ落ちるものなどがある。

幹では，シリンダー状の分裂組織，すなわち，形成層が外側に篩部を，内側へ木部を形成していき，形成層自体は外側へ移動していく。このように，古い部分に新しい部分がつみ重ねられたような状態になって樹体を大きくしていく。樹令100年の樹木は100年に形成された死細胞を中心にし，今年形成された細胞を最外部にもっている。従って，同化器官である葉のように枯れ落ちるものもあるため完全ではないが，樹木を縦にわるとこれまでの生長の経過を知ることができる。

このような生長体制は高等動物ではみられないもので，これを「軸性生長」と呼んでいる。

このような軸性生長様式をもつために古い細胞や組織と新しい細胞や組織とから樹体が構成されていることになり，このことが後述するように個体の老化の原因と深いかかわりをもつことになる。

樹木の幹部では，内側へつくられた木部細胞は老化し死んだ後も脱落することなくそのまま残り，支持組織や通導組織に関係し別の役割を果していることから，幹の細胞の老化や死は単なる細胞の退化現象とするよりは，個体の生命維持に必要なものとして生長の過程に遺伝的にくみこまれたものとみることができる。

一般に，樹木などの高等植物は高等動物にくらべて個体としての統一性が極めて弱いとされている。

高等動物では一つの器官（蔵器）が老化したり死んだりすると，それが個体の老化や死につながりやすい。

しかし，樹木では一つの器官の老化や死は個体の老化や死につながることはあまりなく，むしろ，プラスに機能しているとみられる場合がある。

同化器官として重要な役割を果している葉の場合，時間がたつと老化し，毎年ほぼ一定の量の枯死，落葉をみるが，これは排泄機能の弱い樹木には一種の排泄作用とみられ，個体の生命維持に好しいこととみられている。

また，樹木など植物は動物にくらべて分化の安定性が極めて弱いとされている。

植物の一部を切りとって培養するとしばしば分化の方向を失って無定形に増殖するカルスができる。これは脱分化と云われ，この脱分化したカルスは条件をととのえてやると胚発生の過程をへて個体にまで発達することがある。その有名な例としてニンジンにおいて一つの細胞から立派な個体をつくったことがあげられる。

樹木でも切りとられた葯等の培養からカルスが形成され，それが再分化して芽とか根が形成され，さらに個体にまでなることがある。[19,26,27]

動物でも脱分化現象がみられ，また，化生とか再生の際みられるようにある細胞型から他の細胞型へ変ることがあるが，一般に分化は安定しており非可逆的であるとされている。そ

の点，樹木のように植物細胞の分化は可逆的であるとみることができよう。

2．樹木の老化と環境

樹木など植物の発生，分化，生長などの生物的な特性は基本的には遺伝子による遺伝的制御によってきまるが，高等動物の場合と異なり，その発現過程は環境によって大きく影響をうけるとされている。

高等動物では，環境が生存に好しくないと移動してそれを避けることも可能であるが，樹木などでは移動は不可能である。そのため樹木などの生長等は環境に依存する度合は極めて大きい。

生長，開花などの主要な現象において，光，温度等の環境要因は引金として作用し，反応を誘起することからみて，環境に依存していることは一種の適応とみられ，そして，胚的状態にある分裂組織が新しい組織をつぎつぎにつくっていくことのできる生長体制になっていることが，環境に適応しやすくしているとみられる。また，樹木などの細胞の分化は可逆的であることも分化の方向が環境に大きく影響されやすいとされている。

以上のことから，樹木の老化や寿命も環境に大きく彰響されるものとみることができる。

温度は環境要因の中で最も主要なものの一つであるが，老化，寿命の面からみると一般に温度が低いと老化がおくれ，寿命が長くなる傾向がみられる。

灌木は高山では平地にくらべ生長は遅いが寿命は長くなる。また，平地では1年生植物でも高山では2年生植物になるものがある。カンバなどの成熟葉は，高温ほど老化現象が進行するという。[6)]

光は，栄養生長や生殖生長の誘発などに密接な関係をもち，後述するように老化や寿命に大きなかかわりをもっている。個体から切離された葉は，暗黒下で老化がすすみやすいとされているが，[18)]カンバなどの成熟葉では強光条件ほど老化が早いという[6)]。また，落葉樹の葉は短日条件下にくらべて長日条件下の方が落葉がおそくなるとされている。[10)]

その他，水の不足も老化を促進することが知られている。[6,10)]トマトのハイポニカの例もあり，いちがいに云えないが，一般に環境条件がよく生長が旺盛なものは早く老成し寿命が短かくなる傾向がある。

生物のエネルギー代謝量に関して，長命な大型生物でその値が小さく，短命な小型生物で大きいという[1)]。また，動物では，一生涯に消費する熱量は決っているとする考え方もあり[4)]，この考え方では環境条件がよく生長のよいものほど早くエネルギーを消費し，早く死に至ることになる。

しかし，樹木のように集団で生活していることが普通であるものでは，個体の寿命の長短はこうした考え方のみでは説明できないことがある。すなわち，樹木は生育がすすみ相対密度が高まり競争がはげしくなっていくにつれ，受光量，獲得葉量に差を生じ，それの少ない

ものが同化量と呼吸量のバランスをくずしやがて枯死してしまう。一般に，生長の旺盛なものは競争相手が少なく，受光量，獲得葉量が多くなり，同化量と呼吸量のバランスがくずれにくく長命を維持することとなる。

3．樹木の老化の原因

樹木の老化をみる場合，個体，器官，組織，細胞などそれぞれのレベルでの老化があり，また，同じ組織レベルでも分裂組織や非分裂組織での老化などあり，いろいろの立場が存在する。

古来，生物の老化の原因については100をこえる説があるとされ，その対象は人間を含めた高等動物に関するものが多い。

植物における老化の原因として考えられるもののうち主なものをいくつかあげると次のようで[2,4,5,13,14,18,19,28,29,32,33]ある。

① 動植物を問わず古くから云われてきたもので，老廃物や有害物が蓄積して老化をひきおこすとする毒素説

② 細胞や組織は酸化状態にあると老化がすすみ，還元状態で若いとする，老化を酸化・還元で説明しようとする説

③ 個体の老化は生長点の老化であり，老化は生長点が不活性化することによっておこるとする説

④ 老化は発育，分化に対する2つの相拮抗している反応系のうち，短日植物では長日反応系が，長日植物では短日反応系が活性低下することによっておこるとする説

⑤ 老化や死は栄養生長と生殖生長とのからみにおいてひきおこされるとする説

⑥ 老化は老化ホルモンによってもたらされるとする説

⑦ 老化は生体内の蛋白質に関する合成能力の低下および蛋白質の分解能力の増大によってひきおこされるとする説

⑧ 生長の盛んな部位から老化した部位にRNAが移動し利用されるとみられることから，RNAの移動しやすい状態になることが老化をもたらすとする説

⑨ オーキシン，サイトカイニン，ジベレリン，エチレン，アブサイジン酸などによるとする説

⑩ DNA—RNA—蛋白質の流れの途中で転写のミス，DNAの単鎖切断，二重鎖切断，DNAの障害修復能力の低下，塩基破壊，デオキシリボース破壊などによる異常蛋白質の合成，蛋白質合成能の低下などがおこり老化をもたらすとする説

⑪ 老化や死は同化量と呼吸量のバランスのくずれによってもたらされるとする説

⑫ 老化に関することは遺伝子にくみこまれているとするプログラム説

樹木の老化も複雑なものと考えられ，一つの要因のみで説明することはおそらく不可能であろう。

樹木の同化器官である葉が一定期間後に老化し枯れ落ちるが，これは生命維持にプラスに機能しているとみられることや非同化器官である木部の細胞は死んだ後でも脱落せずに支持組織や導管組織として別の役割を果していることからみて，樹木の老化に関することの一部は遺伝的にくみこまれているという側面を否定することはできない。

樹木など植物の老化や寿命は，生殖生長と深いかかわりをもっていることは古くから指摘されてきた。

1年生植物には栄養生長から生殖生長に入ってやがて生命を終えるものが多くみられるが，多年生植物でもタケやササのように数十年または百数十年の栄養生長後に開花，結実して枯死するもののあることはよく知られている。

このような一稔性植物では，生殖生長段階に入らせないようにすると寿命がのびることがある。例えば，1年生植物であるイネを花をつけないままにしておくと，10年以上も生きるという[19]。しかし，生殖生長段階に入らせないままにしても，いつまでも生存できるものではない。オオバコなどでもやがて木本化して枯死してしまうとされている。こうしたことから，栄養生長段階，生殖生長段階それぞれに老化があり，個体の老化はこれら2つの老化の組合わせからなるとする考え方もある。[19]

樹木でも花や実を除去すると老化が遅れることや開花，結実の老化における役割は養分等の面から指摘されてきた[12,16,25]。

しかし，生殖生長と老化，寿命の関係は，花をつける位置によって異なり，例えば，花を頂生するミノバヤシでは十数年で花をつけやがて枯死するが，花を腋生する大王ヤシでは開花，結実しても栄養生長がとまることはなく百数十年も生きるという[11]。

樹木には，このような多稔性植物が多く，生殖生長の面から老化，寿命問題を論ずることに限界がある。

樹木の年令がたかまり樹体が大きくなるにつれ体内の水，養分，ホルモン等の移動が次第に困難になり，このことが老化を促進するとする考え方もある。[12]

樹木は生育がすすむにつれ相対密度が高まり，種間，種内競争がはげしくなっていき，その結果同化器官である葉の獲得が困難になり，樹冠の幹部に対する割合の減少，すなわち，同化器官の非同化器官に対する割合が減少していく[12,28]。このことは呼吸量の同化量に対する割合が次第に高まっていくことを示しており，この同化と呼吸のバランスのくずれが老化の原因となるとするものである。樹木の老化，寿命を同化と呼吸，生産と消費の関係から求めることは現実にそくしたもので極めて有力な考え方である。しかし，また，これのみで樹木の老化は全て説明できるものではない。例えば，樹木の葉の葉齢にともなう老化や同じ1年生葉でも母樹の年齢がたかまっていく場合にみとめられる老化などは，同化と呼吸のバラ

ンスのみでは説明しきれないものがある。

アカマツやクロマツの葉は1年で生長を完了し，その寿命は2，3年である。すなわち，細胞の分裂が停止してから1，2年間存在していることになり，そこには光合成能力や呼吸能力の低下，再生能力の低下などがみられ，明らかに非分裂組織としての老化がみとめられる。

こうした老化をもたらす要因の一つとして，主要成分の減少，欠乏や老廃物の増加があげられる。

マツの葉の葉齢がたかまっていくにつれ，葉内のクロロフイル，蛋白態N，全N，オーキシンなどの減少と生長抑制物質の増加がみとめられる。[23,24]

蛋白質は生体構造の主体であり，生体反応を維持する酵素としても働いており，生命現象に最も深い関係をもつ基本的物質とされている。蛋白質は生体内では常に合成と分解をくりかえし，それ自体，動的平衡状態を保ちながらいろいろな物質代謝を調節している。こうした蛋白質の合成能力の低下や分解能力の増大が老化をもたらすとする考え方がつよい。

イネの葉などで，形成されつつある段階ではNが流入し蓄積していくが，さらに時間がたつとNの流出がはじまり老衰の段階に入いるとされ，また，Nの蓄積に応じて蛋白質の合成が行われ，Nの流出に応じて蛋白質が分解していくのでないかとしている。[32] マツなどの樹木でもこうしたことが行われ老化をもたらしていることは十分考えられることである。

植物の生命現象において，最も重要な役割を果しているものの一つにオーキシンがある。オーキシンの欠乏状態が続くと，与えたオーキシンに対する感受性が小さくなり老化がすすむとされている。[37]

オーキシンはサイトカイニン，ジベレリン，エチレン，アブシジン酸，蛋白質，核酸その他と関連し，その作用機作は単純なものでないとしても，老化に関してはその減少，欠乏は一つの要因になっている可能性がつよい。動物，植物をとわず老化の原因として最も有力なものの一つに毒素説がある。細胞が生活を続けていくうちに老廃物や有害物が蓄積して活動を阻害する結果老化がおこるとするものである。マツの葉の場合，葉齢とともに生長抑制物質が増加していく。この生長抑制物質の老廃物や有害物としての機能については必ずしも明らかでないが，老化促進にかかわりをもっていることは当然考えられることである。

非同化器官である木材部においても，分裂速度の低下や秋材形成がIAAの減少とフェノール性阻害物の増加によってもたらされること，秋材を形成しつつある分裂組織ではIAA処理で春材形成が誘発されること，形成層帯から心材にいくにつれ蛋白質が減少していくことなどが知られている[7]。以上のべたような物質の変化は，さらにはどのような仕組みでもたらされるか不明であり問題ではあるが(老化の結果にすぎないものもあるかもしれない)，少なくともこれらの物質は老化と大きなかかわりをもつことは確かなことであろう。

同じ時期に形成された芽や1年生葉でも，母樹の年齢が高くなっていくにつれクロロフイ

ル，蛋白態N，全N，オーキシンなど主要成分の減少や生長抑制物質の増加[20,23,24]，不定根や定芽などの再生能力の低下，[20,21,24] 与えたオーキシンに対する感受性の低下などがみとめられるようになる。最も若いはずのこれらの器官でも母樹の年齢が高くなっていくにつれ，明らかに老化現象の進行がみとめられる。

芽や1年生葉のような最も新しい器官が，母樹の年齢が高まっていくにつれ老化していく大きな原因として古い部分からの影響があげられる。

樹木の生長体制は，いわゆる軸性生長体制であり，毎年細胞分裂をして新しい組織，器官をつくっていく。

同化器官である葉は毎年新しく形成され，非同化器官である幹ではシリンダー状の形成層が外側へ篩部を，内側へは木部細胞を形成し，形成層自体は外側へ移動していく。葉のように脱落するものもあり厳密なものではないが，樹木は古い部分に新しい部分が積み重ねられたような状態で樹体を大きくしていく。

このように，樹木が新しい部分と古い部分とから構成されていることが，芽や1年生葉のような新しい器官の老化をもたらすことと密接に関係していよう。

物質は濃度の高い方から低い方に移動するのが普通であるが，植物体内では濃度勾配に逆って選択的に物質が移動することがある。例えば，老組織から幼組織への物質の移動は高等植物では一般的な現象であり，これがいわゆる「物質吸引中心」といわれるものである。樹木においても，古い組織から新しい組織への物質の移動があり，それが新しい組織の老化をもたらすことは当然考えられることである。

根の組織培養において，先端のみではうまく育ちにくいが，2～3㎜の部分をつけるとV—B_1とかニコチン酸の供給をうけ生育するが，さらに年をとった部分をつけるとインヒビターのようなものがでて生育がとまるという。[19]

樹木の芽や1年生葉の場合，母樹の年齢が高いものほど共存する古い部分の占めるウエートが量，質とも大きくなり，それだけ古い部分からの影響がつよくなり老化が促進されるものと考える。

Ⅳ 若返り

生物における若返りは，本来世代の交代つまり配偶子形成，接合などをともなう生殖過程でみらるもので，それにより古い個体が死んでも新しい個体の形成がされ，種の維持がなされる。

しかし，樹木などにおいてはこうした生殖過程のみならず栄養生長の過程においても若返りがみとめられる。

これから述べる若返りとは，一般に云われている無性的に行われるもののことである。

老木の根株又は幹から発生した不定枝はしばしば若い葉を形成すること，スギやヒノキに

おいて早い段階でさしきをくりかえすと発根能力が高まること，不定芽から形成された枝葉を用いた挿穂は発根能力が高いことなどよく知られているが，これらは何らかの原因によって若返ったためとみられている。

レモンやオレンジのようなカンキツ類において無性的に形成された珠心胚は，有性胚と同様に完全に若返ることやサボテンは挿木や切り返しなどによって若返ること[10]なども知られている。

樹木は無性的な若返りのあることは確かであるが，その機構についてはほとんど明らかにされていない。

挿木をくりかえしていくうちに若返りがおこり，発根能力が高まっていく場合の理由として次のようなことが考えられる。

同じ年に形成された1年生枝葉であっても100年生の母樹からのものは2，3年生の母樹からのものにくらべて古い部分からの影響をうけているため老化がすすんでおり発根能力も低下している。従って，高齢の母樹から得られた挿木苗は，同じ大きさの実生苗にくらべて老化しており発根能力も低いことになる。

しかし，母樹から独立して新しい個体となってからは，もはやかつての母樹の影響をうけることはなくなり，新しく形成されていく細胞，組織は現在の挿木苗の古い部分からの影響をうけるのみである。従って，このような挿木苗から早期に挿穂をとり新しい挿木苗をつくり，これをくりかえしていくならば，かつての母樹からうけた老化の影響が次第にうすめられていくことになり，若返りが促進されることになる。

しかし，こうしたやり方での若返りには当然限界がある。すなわち，挿木苗は母樹の老化の影響をうけ，老化のすすんだ苗から出発してており，それがうすめられることはあっても実生苗と同じ若さになることはありえないことである。また，さらにはクローン・エイジングが新たに加わっていくこともありうることで，挿木のくりかえしによる若返りには当然限界があるとみなければならない。一般に，挿木によるものは実生によるものにくらべて短命とされるのは，このようなことが関係していよう。

年とった古い部分からの影響は樹木のみならずサボテンにもあるようで，クジャクサボテンの挿木苗の側枝の切り返しをくりかえしていくと若返っていくが，ただし成熟した葉状茎をそのままにしておくと幼形にはならないという[10]。

萠芽枝がしばしば若返り，若い葉を形成したり発根能力が増大したりする。幹や枝を切断したり傷つけたりすると，その部分から潜伏芽からでなくカルスからとみられる不定芽，不定枝が形成されることがある。

カルスからの不定枝の若返りの原因としては次のことが考えられよう。

カルスは分化の方向性を失い，いわゆる脱分化したものであり，カルスの形成は一種の若返りとみることができる。

この若返ったカルスから再分化して形成された不定芽，不定枝は，母樹の古い部分からの影響もうけるとしても当然若返っていることになる。

母樹から切り離されて培養されたカルスから再分化したものでは母樹からの影響が少ないこともあって一層若返りが顕著となろう。

樹木において，生物的方法による若返りを人為的に行う場合の基本的なことは，母樹の古い部分からの影響を切り離しなどによってできるだけ少なくすること，および，カルス形成による脱分化をさせ，それを再分化させていくことがあげられる。

なお，樹木の個体としての寿命を長くのばそうとするならば，台切りや剪定を行い，樹体を小さくするとともに，不定枝を形成させることも一つの方法であろう。

自然状態で長命な樹木の中には，風などによる自然台切りや自然剪定がみられ，そしてそこには不定芽からみられる若い枝のまじっていることがしばしばみとめられる。

樹木を人為的に台切り又は剪定をすることは樹体を小さくし，水分，養分等の移動，供給を容易にするとともに，若い不定枝を形成させることになり，寿命を延長させることにもつながっていく。

引用文献

1） 赤堀四郎・沖中重雄・勝木保次・小谷正雄監修：生命とは何か 共立出版 東京 pp. 255（1968）

2） 浅田善一：樹木の寿命無限論及び若返り法の原理と実際 浅田農園 静岡 pp. 103（1953）

3） Benedict, H.M：Senile changes in leaves to unitiss Vulpinia L. and certain other Plants （1915） 〔文献2より〕

4） Chauchard,P.：La Mort
江上不二夫・三浦義彰訳：死 白水社 東京 pp.140（1986）

5） 江上信雄：老化と寿命 東京書籍 東京 pp.194（1978）

6） 畑野健一：佐々木恵彦編著：樹木の生長と環境 養賢堂 東京 pp.383（1987）

7） 樋口隆昌：木材の生化学 共立出版 東京 pp.190（1969）

8） 鏑木徳二：造林上における二・三の疑問 大日本山林会講演（1928）〔文献2による〕

9） 加藤幸雄：植物組織培養法（実際と応用） 誠文堂 東京 pp.280（1966）

10） 小西国義：植物の生長と発育 養賢堂 東京 pp.244（1982）

11） 郡馬寛：植物生理生態 養賢堂 東京 pp.503（1967）

12） Kozlowski T.T.：Growth and Development of Trees I. New York San Francisco London p.443（1971）

13） 美濃直：老化 化学同人 東京 pp.138（1986）

14) 三輪知雄監修：現代生物学大系 10 植物の生理・生化学
中山書店 東京 pp.421 (1968)
15) Molish,H.：Pflanzen Physiologia (1922)〔文献2による〕
16) Molisch,H：Longevity of Plants Science Press Lancaster Pennsylvania p. 302 (1938)
17) 根岸賢一郎：樹木の生と死
木村尚三郎編：生と死 I 東大出版 東京 pp.219～245 (1985)
18) 日本発生生物学会編：エイジングの生物学 岩波書店 東京 pp.230 (1972)
19) 日本植物生理学会："Age" 特集号 日本植物生理学会報 3 No.283 (1963)
20) 小笠原隆三：アカマツさしほの不定根形成に関する生理学的研究（I）生長物質と樹齢について 日林誌 42 pp.356～358 (1960)
21) 小笠原隆三：クロマツさしきに関する基礎的研究（I）発根が困難である原因について
日林誌 44 pp.275～281 (1962)
22) Ogasawara,R.：Eine präliminare Mitteilung über physiologische Untersuchung über die Altersschwäche der Kiefer
鳥取農学会報 16 pp.48～53 (1963)
23) 小笠原隆三：樹齢，葉齢によるアカマツの葉内成分の変化 日林誌 56 pp. 271～275 (1974)
24) 小笠原隆三：砂丘地におけるクロマツ林の生長に関する生理学的および生態学的研究
鳥大演研報 17 pp.37～137 (1988)
25) Resende,F.：Senesence induced by flowering Port, Acta, Biol, Ser,A 8 pp. 248～266 (1964)
26) Saito, A：In vitro differentation of embryoid from somatic callus tissue in Aesculus 日林誌 62 pp.308～310 (1980)
27) 佐藤亨：ポプラの葯培養におけるカルス誘導と器官分化 日林誌 56 pp. 55～62 (1974)
28) 四手井綱英：長寿の木 自然 72-2 pp.22～23 (1972)
29) 篠原恒樹：加令の諸学説 医学のあゆみ 62 pp.249～256 (1967)
30) Stern,H and Nanney, D.L.:The biology of cells
大沢省三，谷藤茂行，堀田康雄共訳：細胞生物学 広川書店 東京 p. 569 (1967)
31) 帝国森林会編著：日本老樹名木天然記念樹
大日本山林会 東京 p.934 (1976)

32) 戸刈義次・山田登，林武編：作物生理講座 2
朝倉書店 p.298（1960）
33) 塚田裕三，豊倉康夫，渡辺格編：老化とはなにか
講談社 東京 p.265（1979）
34) Wareing,P.E and Phillip I,D,T.: Growth and differentation in plants.
古谷雅樹監訳：植物の生長と分化（下） 学会出版センター（1983）
35) 渡辺格編：生物学のすすめ
筑摩書房 東京 p.364（1969）
36) Went,,F.W. : Some physiological factors in the ageing of trees
Proc. 18th Nat Shade 、Tree Conf pp.330～334（1942）
37) Went,F.W:and Thimann,K.V: Photohormone
川田信一郎，八巻敏雄共訳：植物ホルモン
養賢堂 東京 p.299（1953）
38) Wolter,K.E.: Root and shoot initation in aspen calture
Nature 319 pp.509～510（1968）

参考文献

1) Burnet,M.: The biology of ageing
梅田敏郎訳：寿命を決定するもの 紀伊国屋書店 東京 pp.125（1976）
2) 藤本大三郎：老化はなぜおこるか 講談社 東京 pp.172（1985）
3) 古谷雅樹，宮地重遠，玖村敦彦編：植物生理学講座 4 生活環の制御
朝倉書店 東京 pp.289（1972）
4) 賀来章輔，倉石晉：植物の生長と発育 共立出版 東京 pp.143（1986）
5) Larison,L.L. : The center of life
田宮信雄，前田信代訳：生きているとはどういうことか
東京化学同人 東京 pp.181（1986）
6) 駒嶺穆，嶋田拓，堀津圭佑：生物学の世界
朝倉書店 東京 pp.216（1985）
7) 増田芳雄，勝見允行，今関英雄：植物ホルモン 朝倉書店 東京 pp.363（1972）
8) 森下義郎，大山浪雄：さし木の理論と実際 地球出版 東京 pp.367（1972）
9) 本川弘一：一般生理学（下） 三共出版 東京 pp.263（1952）
10) 加藤邦彦：老化探究―ヒトは120歳まで生きられる― 読売新聞社 東京 pp.236（1987）
11) 日本発生生物学会編：発生における制御岩波書店 東京 pp.181（1972）

12) 小川和郎，小田琢三，黒住一昌，杉野幸夫編：細胞学大系 5 増殖と分化
朝倉書店 東京 pp.388（1971）
13) 岡田節 ：生命科学の現場から 新潮選書 東京 pp.180（1984）
14) 坂口勝美，伊藤清三編集：造林ハンドブック 養賢堂 東京 pp.935（1965）
15) 上原敬二：樹木の増殖と仕立 加島書店 東京 pp.250（1966）
16) 八木下弘：日本の巨木 中央公論 東京 pp.190（1979）

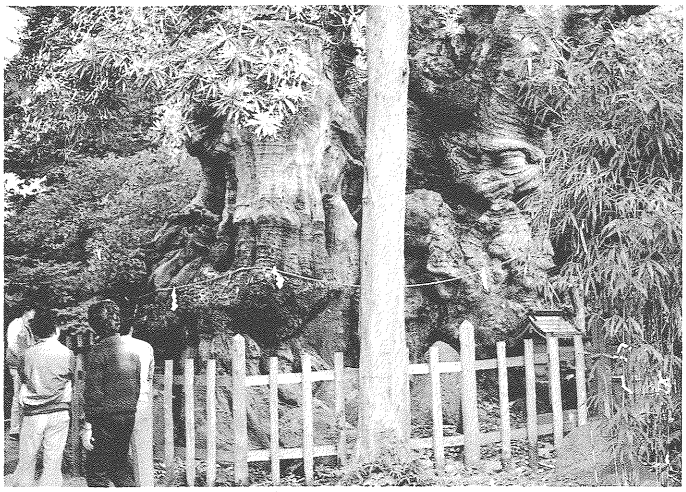

写真 1　樟　　樹齢　2,000年
熱海市　来宮神社境内

写真 2　杉　　樹齢　2,000年
高知県大豊村　八坂神社境内

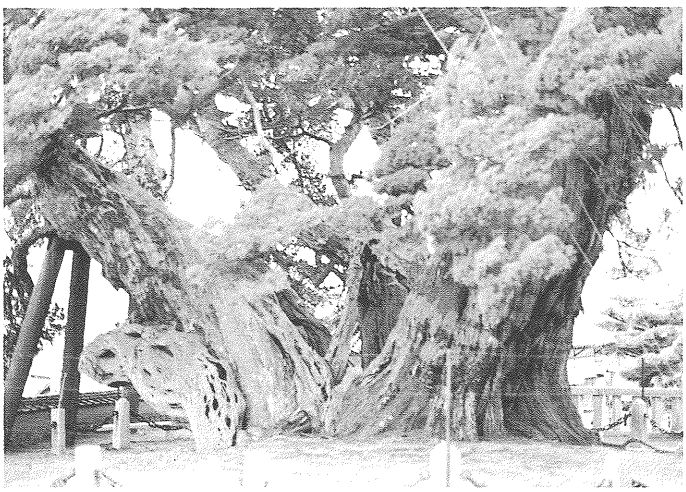

写真 3　槙柏　樹齢　　1,500年
香川県土庄町　宝生院境内

写真 4　公孫樹　樹齢　1,000年
鳥取市　倉田八幡宮境内

写真 5　椎　　樹齢不詳
(1,000年以上とみられている)
鳥取県東伯町　春日神社境内