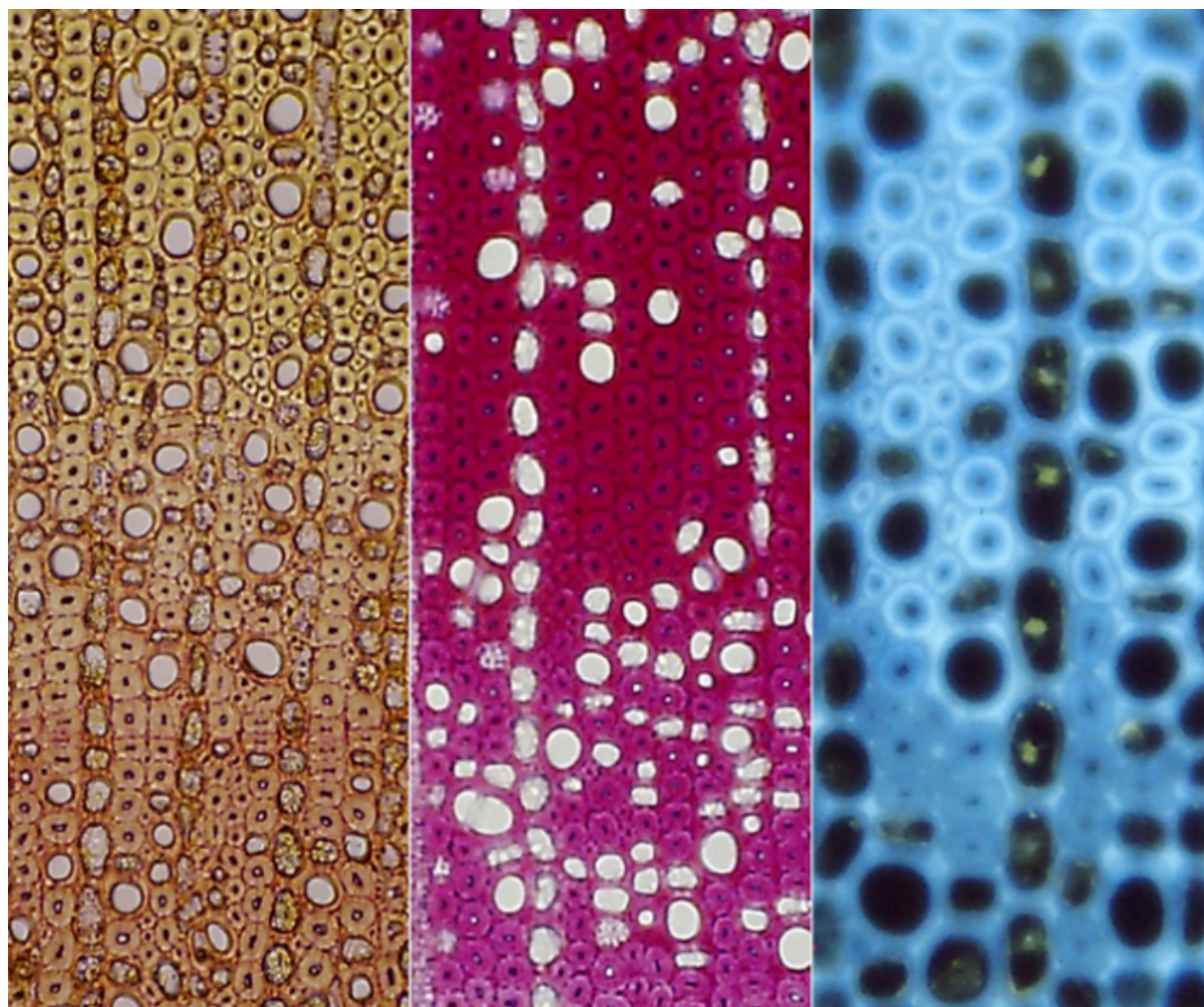


日本木材学会 組織と材質研究会 2016年秋季シンポジウム

「あて材の科学 -樹木の重力応答と生存戦略-」



2016年9月30日(金)  
京都大学北部キャンパス内農学部総合館講義室

主催：日本木材学会 組織と材質研究会

## 開催趣旨

日本木材学会 組織と材質研究会の会員が中心となり編集を進めてきた、「あて材の科学－樹木の重力応答と生存戦略－」が本年3月に海青社より発刊となりました。この書籍の発刊を記念して、本シンポジウムでは、編集代表の先生方にあて材の科学に関する最新の情報をご提供頂きます。

## 講演プログラム

- 13：00～ 受付
- 13：30～13：35 開会挨拶 (組織と材質研究会代表幹事 松村順司)
- 13：35～13：40 趣旨説明
- 13：40～14：30 講演1：あて材の組織と構造 –特に広葉樹のあて材について  
(宇都宮大学農学部准教授 石栗 太)
- 14：30～15：20 講演2：あて材の形成と成分分布  
(京都大学大学院農学研究科教授 高部圭司)
- 15：20～15：30 休憩
- 15：30～16：20 講演3：あて材の成長応力 –現状とあらたな課題  
(名古屋大学大学院生命農学研究科教授 山本浩之)
- 16：20～17：10 講演4：あて材の形成と植物ホルモン  
(東京農工大学大学院農学研究院教授 船田 良)
- 17：10～17：30 総合討論
- 17：30～17：35 閉会

表紙写真：チョウセンヒメツゲ (*Buxus microphylla* Siebold et Zucc. var. *insularis* Nakai) の正常材からあて材への移行部の横断面光学顕微鏡および蛍光顕微鏡写真。左から、光学顕微鏡で撮影したモイレ染色およびフロログルシン-塩酸染色切片、無染色切片の蛍光顕微鏡写真 (Yoshizawa *et al.* 1993, 1999)

# 講演要旨

## あて材の組織と構造 –特に広葉樹のあて材について–

石栗 太 (宇都宮大学農学部)

相蘇春菜 (東京農工大学大学院連合農学研究科)

横田信三 (宇都宮大学農学部)

### 1. はじめに

木本植物に形成されるあてのタイプは、あて材が形成される位置と、あて材部における組織・構造の特徴に基づいて分類されている。一般には、針葉樹(裸子植物)では、圧縮あて材が形成され、広葉樹(被子植物)では、引張あて材が形成されることが知られている。しかしながら、この分類の仕方は、全ての木本植物に該当するわけではなく、一部には例外が存在している。

本講演では、近年得られた研究結果から、特に広葉樹について、あて材の組織と構造の多様性について述べる。

### 2. 広葉樹における特異的なあて材

広葉樹のあて材は、一般に「引張あて材」と呼ばれ、その最大の特徴は、木繊維最内層にゼラチン(G)層の形成が認められることである。しかしながら、これまでに、多くの研究者によって、G層が形成しない樹種が報告されてきている(Okuyama *et al.* 1994; Yoshida *et al.* 2002; Hiraiwa *et al.* 2014 ほか)。これまでの知見から、広葉樹におけるあてのタイプは、G層を形成する典型的な引張あて材の他に、少なくとも以下の3つのタイプが存在すると考えられる。

#### (1) G層を形成しないが組織・構造が典型的な引張あて材に類似したあて材

広葉樹の中には、傾斜した幹や枝の上側にあて材を形成するが、木繊維壁にG層の形成を伴わない種(*Magnolia*, *Liriodendron* など)が存在する。この種で形成されたあて材部の木繊維二次壁は、リグニン濃度とマイクロフィブリル傾角の減少が認められる(Okuyama *et al.* 1994; Yoshida *et al.* 2002; Hiraiwa *et al.* 2014 ほか)。従って、この木繊維は、G層の特徴に類似した二次壁を形成していることになる。

#### (2) G層を形成せず、組織・構造が典型的な引張あて材に類似しないあて材

傾斜上側において大きな引張応力の発生が認められるが、この部分の二次木部の細胞形態、木繊維の壁層構造、化学成分量などにおいて、一部の種しか変化が認められない樹種が存在している。このようなあて材は、低木、灌木類で認められる場合が多いようである(Wang *et al.* 2009; Sultana *et al.* 2010 ほか)。

#### (3) 傾斜部の下側に形成され、組織・構造が圧縮あて材に類似したあて材

このタイプのあて材は、傾斜部の下側に形成され、針葉樹の圧縮あて材の特徴に類似している。現在までに *Buxus* 属種をはじめ、ごく数種の広葉樹でのみ報告されている(図, Meylan 1981; Yoshizawa *et al.* 1993; Kojima *et al.* 2012; Aiso *et al.* 2014 ほか)。

このように、広葉樹のあて材の組織と構造は多様性に富んでいる。この多様性がどのような原因で生じたのかについては、大変興味深く、今後説明が望まれる。

## 参考文献

- Aiso H, Ishiguri F, Takashima Y, Iizuka K, Yokota S (2014) Reaction wood anatomy in a vessel-less angiosperm *Sarcandra glabra*. IAWA J. 35: 116-126.
- Hiraiwa T, Aiso H, Ishiguri F, Takashima Y, Iizuka K, Yokota S (2014) Anatomy and chemical composition of *Liriodendron tulipifera* stems inclined at different angles. IAWA J. 35: 463-475.
- Kojima M, Becker VK, Altaner CM (2012) An unusual form of reaction wood in Koromiko [*Hebe salicifolia* G. Forst. (Pennell)], a southern hemisphere angiosperm. *Planta* 235: 289-297.
- Meylan BA (1981) Reaction wood in *Pseudowintera colorata*- a vessel less dicotyledon. *Wood Sci. Technol.* 15: 81-92.
- Okuyama T, Yamamoto H, Yoshida M, Hattori Y, Archer RR (1994) Growth stresses in tension wood: Role of microfibrils and lignification. *Ann. For. Sci.* 51: 291-300
- Sultana RS, Ishiguri F, Yokota S, Iizuka K, Hiraiwa T, Yoshizawa N (2010) Wood anatomy of nine Japanese hardwood species forming reaction wood without gelatinous fibers. *IAWA J.* 31: 191-202.
- Wang Y, Gril J, Sugiyama J (2009) Variation in xylem formation of *Viburnum odoratissimum* var. *awabuki*: growth strain and related anatomical features of branches exhibiting unusual eccentric growth. *Tree Physiol.* 29: 707-713.
- Yoshida M, Ohta H, Yamamoto H, Okuyama T (2002) Tensile growth stress and lignin distribution in cell walls of yellow poplar, *Liriodendron tulipifera* Linn. *Trees* 16: 457-464.
- Yoshizawa N, Satoh M, Yokota S, Idei T (1993) Formation and structure of reaction wood in *Buxus microphylla* var. *insularis* Nakai. *Wood Sci. Technol.* 27: 1-10.

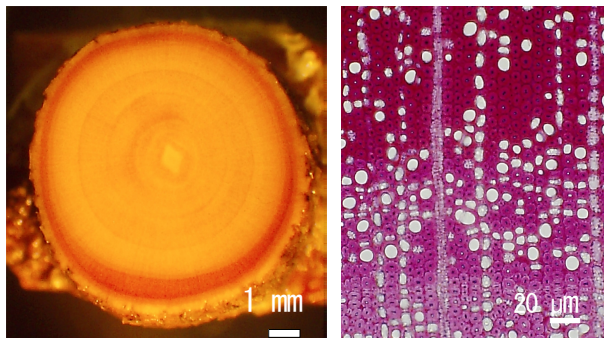


図 チョウセンヒメツゲ (*Buxus microphylla* var. *insularis*) のあて材。ツゲ属のあて材では、傾斜下側への偏心成長が認められる (写真左)。また、フロログルシン-塩酸反応により (写真右)、正常材部 (写真の下側) と比較して、あて材部 (写真の上側) において強い染色性が認められる (Yoshizawa *et al.* 1993 より引用)。

## あて材の形成と成分分布

京都大学 大学院農学研究科 教授 高部圭司

### 1 はじめに

あて材細胞壁は正常材のそれとは異なり、特徴的な細胞壁を形成することから、長く研究対象とされてきた。今回は、近年の研究成果を総括して細胞壁形成研究の到達点を明らかにし、今後の研究の方向性を議論したい。

### 2 圧縮あて材の細胞壁形成

圧縮あて材を生産している維管束形成層を観察すると、形態的には正常材のそれと変わらない。接線面分裂により生み出された細胞は、主に放射方向に径を拡大する。そして一次壁形成の最終段階近くなると、細胞の横断面が丸みを帯びるようになる。そのため、コーナー部細胞間層に間隙が生じてくる。この部分では、堆積していたペクチンなどの多糖類が、細胞間隙の形成に伴い引き剥がされたような様相を示す。

細胞の大きさが決定すると、一次壁の内側に $S_1$ 層が堆積し始める。この時堆積するセルロースマイクロフィブリルは緩傾斜で、SあるいはZらせんである。 $S_1$ 層の堆積が終了すると $S_2$ 層の堆積が開始される。マイクロフィブリルは徐々に傾斜角を変え $45^\circ$ 程度となる。圧縮あて材の $S_2$ 層は外側の壁層と内側のそれが、細胞壁形態や細胞壁成分が大きく異なることから、 $S_2$ 層外側部分( $oS_2$ )と $S_2$ 層内側部分( $iS_2$ )に分けられる。 $oS_2$ では、マイクロフィブリルがやや疎に堆積し、マイクロフィブリル間を多糖類が架橋している様子が見える。 $iS_2$ 形成期に入るとマイクロフィブリルは再び密に堆積するようになり、マイクロフィブリルの配向方向にらせん状の裂け目が生じるようになる。

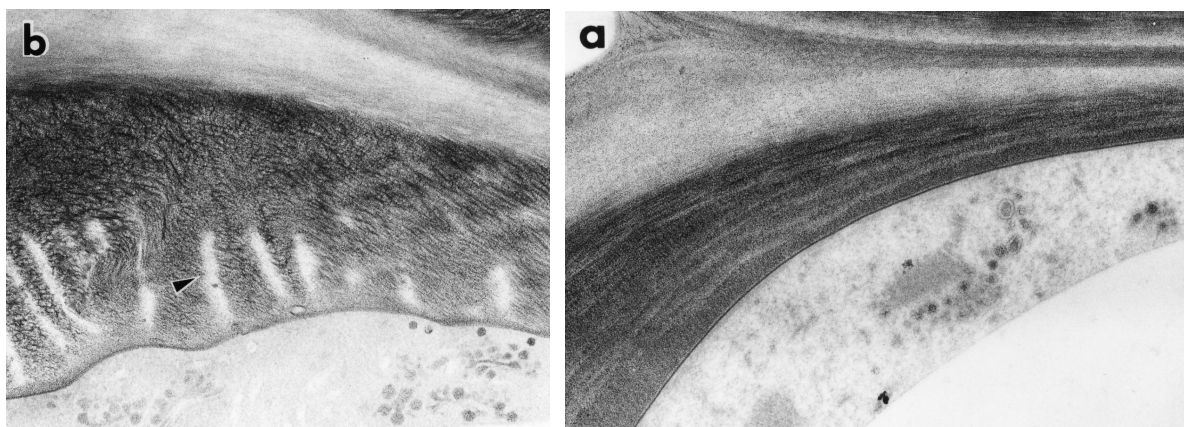


図1 急速凍結・凍結置換固定法で固定されたスギ圧縮あて材分化中木部。PATAg染色。  
(佐野書恵氏提供)

a:  $oS_2$ 形成期の仮道管、b:  $iS_2$ 形成期の仮道管

このような細胞壁形成過程を急速凍結・凍結置換固定法で調整した試料で観察すると、興味深い細胞像が得られる。二次壁形成中の細胞では、その内表面をヘミセルロースと水で構成されたゾル状の薄い層が覆っている。iS<sub>2</sub>層形成段階では、iS<sub>2</sub>外側部分でらせん状の裂け目が生じながら、細胞壁内表面はヘミセルロースと水で構成された層で覆われている。このことはらせん状の「裂け目」が細胞壁形成中にすでに生じており、らせん状の「うね」が競争的に発達するとの説では説明しがたい。また、PATAg染色した試料ではゴルジ小胞が強く染色されていることから、ゴルジ装置がヘミセルロースの生合成に関与していることが分かる（図1）。

細胞壁の木化はコーナー部の細胞間隙に面した一次壁より開始され、複合細胞間層へと進行する。二次壁の木化は細胞壁の肥厚に遅れて外側から内腔側へと求心的に進行する。とりわけ、oS<sub>2</sub>へのリグニンの沈着は活発である。興味深いことは、oS<sub>2</sub>にリグニンが沈着する頃に、iS<sub>2</sub>に裂け目が生じることである。

### 3 圧縮あて材細胞壁の成分分布

細胞壁の各壁層は極めて薄いため、それらを単離して構成成分を定量分析することは極めて難しい。近年、各種の細胞壁多糖類に対するモノクローナル抗体が作製されるようになり、定性的ではあるが多糖類の局在が示されるようになった。圧縮あて材仮道管では、グルコマンナンやキシランの標識はS<sub>1</sub>、iS<sub>2</sub>で顕著に観察されるのに対し、ガラクトサンの標識はほとんどがoS<sub>2</sub>に存在した。これらの結果は、多糖類が細胞壁で不均一に分布していることを示している。リグニンは二次壁中ではoS<sub>2</sub>に多いことが知られているが、紫外顕微分光法やマイクロオートラジオグラフィによると、この壁層には*p*-ヒドロキシフェニルリグニンが多いことが示唆されている。

### 4 引張あて材の細胞壁形成

圧縮あて材に比べ、引張あて材の細胞壁形成に関する研究は少ない。また、樹種により壁層構造が異なり、細胞壁成分も異なっているため、統一的に引張あて材の細胞壁形成を理解することが難しい。一般的には、二次壁形成が始まり、S<sub>1</sub>、あるいはS<sub>1</sub>+S<sub>2</sub>、S<sub>1</sub>+S<sub>2</sub>+S<sub>3</sub>の形成後に、ゼラチン層（G層）を形成する。近年の興味深い研究では、G層形成中にもS<sub>1</sub>+S<sub>2</sub>の木化が進行すると報告されている。モノリグノール類の輸送と移動を考える上で、示唆多い結果である。一方、G層では主にセルロースマイクロフィブリルが堆積する。免疫標識法では、ガラクトサンの標識は形成中のG層全域に存在するが、形成終了後は二次壁とG層の境界部分に存在するようになることが示された。この結果は、細胞壁に堆積された多糖類が動的に変化することを示唆している。

### 5 引張あて材細胞壁の成分分布

引張あて材細胞壁の成分組成に関しては、おもにG層に関して調べられてきた。かつてはほとんどがセルロースとされたが、現在ではアラビノガラクトタンプロテイン、キシログルカン、ガラクトサン、グルコマンナン、キシランなどが含まれていることが示されている。

## 解説：あて材の成長応力 — 現状と展望

名古屋大学生命農学研究科 山本浩之

### 【背景】

樹木は、肥大成長の過程で、二次木部表面に“応力”を発生する。これを表面成長応力（あるいは単に成長応力）と言う。年々発生する成長応力と釣合を取るため、樹幹内部には残留応力分布が生じる。残留応力分布が原因となって、我々人間が樹木を用材利用する際に、一次加工の段階から様々な障害が生じる。伐採や玉切りで生じる心割れや心裂けは、丸太を合板原料（単板）へと加工する際に、利用歩留まりを大幅に低下させる。製材工程では挽曲がりが生じ、そのために我々は二度挽き、三度挽きを余儀なくされる。これらの一次加工障害は、概して広葉樹丸太で重篤である。

一方、傾斜して生育する樹幹や枝では、局所的にあて材繊維が形成される。あて材繊維の形成とそこに発生する特異な成長応力は、植物生理学の視点からは、植物（樹木）が巨大な樹体を長年月に亘って維持して行く上で不可欠な役割を演じる。しかしながら、樹幹内残留応力分布が複雑となるため、伐採や玉切りあるいは製材工程における一次加工障害は複雑かつ一層深刻になる。

あて材の特異な場合をも含め、成長応力に対する認識なくしては、樹木成長の生理生態学的理解はもちろん、木材工業の効率的な発展もあり得ない。以上を背景として、“あて材—樹木の重力応答と生存戦略（吉澤伸夫監修、海青社刊、以下教科書）”において、まるまる一章分を成長応力の解説に頂けることになった。本章執筆者一同篤く感謝しております。本発表では、その内容をかいつまんで報告するとともに、これまでの研究成果を総括し、さらに今後の展望と解決すべき課題を提案することにする。

### 【成長応力の発生機構に関する研究の現状と将来展望】

木部繊維細胞は、細胞壁成熟過程で繊維方向および直径方向に寸法変化を生じようとするが、現実の二次木部内では拘束されるために、細胞壁には内部応力が発生・残留する。その巨視的反映が、表面成長応力である（Jacobs 1938）。ここで問題とする繊維細胞の寸法変化挙動は、二次壁の構造（とくに  $S_2$  層のマイクロフィブリル傾角—MFA）とその成熟過程に深く関連している。繊維細胞の寸法変化を説明する有力な仮説としては、渡辺治人(1965) や Boyd (1972) の Lignin- swelling 仮説と、Wardrop (1965) および Bamber (1978) の Cellulose-tension 仮説の二つが挙げられる。前者は、主として針葉樹における圧縮あて材の分析結果に基づき、一方、後者は広葉樹引張あて材（G繊維を作るタイプとG繊維を作らないタイプの双方）の分析結果に依拠している。これらの仮説は、各種機器分析（各種顕微鏡観察法や成分分析法など）や計測手法（応力、ひずみ測定技術）が発達した現在では、“いずれも間違っていない”とされ、むしろ両者の複合効果が、針葉樹および広葉樹のあて材部を含む広範囲な事例を、総括的に説明し得ると考えられている（統一仮説）。統一仮説によれば、マトリックス領域では無定形物質（ヘミセルロースやリグニン）の不可逆的な堆積によって圧力が発生し、同時に、セルロースマイクロフィブリル（CMF）を核とする配向性多糖類のフレームワークには、分子軸方向に引張応力が発生する。その結果、MFAの大きな繊維（圧縮あて材）では“Lignin-swelling theory”のメカニズムが顕在化し、一方MFAの小さな繊維（正常材やモクレン科の樹種における引張あて材）やゼラチン繊維では、“Cellulose-tension theory”のメカニズムが顕在化することになる。



それぞれに関する実験的検証は徐々に与えられつつある。たとえば Abe ら(2006)、さらには Toba ら (2013) は、針葉樹生立木より採取したブロック状試験片を湿熱処理することによって、セルロース結晶の格子定数  $d_{200}$  が有意に増加することを見出した。これらの論文の著者らは、成熟過程で細胞壁のマトリックス領域に生じた圧力が、試験片として切り出した後でも残存しており、これが湿熱軟化によって消失し、結果としてセルロース格子定数  $d_{200}$  が増加した（見かけ上 CMF が太った）と解釈した。本シンポジウム講演者は、Lignin-swelling 仮説を支持する結果だと考えている。

一方 Clair ら (2006, 2011) は、放射光エックス線回折法 ( $d_{004}$  の測定) を用いて、ポプラ引張あて材（ゼラチン層）のセルロースが、生立木の状態においては、正常材二次壁のそれに比べて明らかに大きな引張応力の作用下にあることを確かめた。また Toba ら(2013)は、針葉樹生立木より採取したブロック状試験片を湿熱処理することによって、セルロース結晶の格子定数  $d_{004}$  が有意に減少すること（見かけ上 CMF が軸方向に縮むこと）を見出した。彼らが得た成果は、Cellulose-tension 仮説の有効性に言及し得るものと考えられる。事例はまだまだ限られるものの、彼らの実験を契機に、細胞壁構成要素（高分子）レベルでのより詳しい検証が進むのではないかと期待している。しかしながら、なぜ（どのようなメカニズムで）マトリックスに圧力（圧縮応力）が発生し、一方、多糖類のフレームワーク束には（セルロース分子鎖に沿う方向に）引張応力が発生するのは全く説明されていない。すなわち、メカニズム解明という点では、統一仮説は“せいぜいのところ一里塚”程度でしかない (Almeras and Clair 2016)。

近年（と言ってもほぼ 10 年が経つが）、とくに典型的な G 繊維（広葉樹あて材ゼラチン繊維）が発生する大きな引張応力の発生機構を巡って、熱い議論が交わされている。G 層は多量のセルロースの他、各種のヘミセルロースやペクチンなどのマトリックス成分をも保有している（教科書の 2.3 と 3.2 を参照）。多糖類フレームワークの核となる CMF は、ほぼ繊維軸方向に配向している。Cellulose-tension 仮説を検証するには“もってこい”の資料である。G 層における Xyloglucan (XG) と Xyloglucan *endo*-transglycosylase (XET) との複合作用への注目が、引張応力発現に関する議論のきっかけとなった (Nishikubo *et al.* 2007, Mellerowicz *et al.* 2008, Baba *et al.* 2009, Hayashi *et al.* 2010)。その後、XG の存在は G 層と S 層との境界付近のみに限定されるという報告が提出され (Sandquist *et al.* 2010)、このことから XG 以外の多糖類（例えば酸性 Arabinogalactan や  $\beta$ -(1→4)-Galactan との複合作用) にも注目が集まるなど (Gorshkova *et al.* 2015)、議論は拡がりを見せている。しかしながら、これらの非結晶性多糖類（さらには酵素や糖タンパク）が、どのようにして G 層の引張応力発現に関与しているのか（莫大なひずみエネルギーの発生に関わっているのか）は、少なくとも力学研究者が満足するには説明されていないと思う。さらに、正常繊維における引張の成長応力発現との関わりが不明（G 層と木化壁とで引張応力発現のメカニズムが同じかどうか）など、検討課題は多い。分子生物学や超微形態学に加え、物理学（力学）、物理化学など、複数の視点からのアプローチが必要とされるだろう。

#### 【あて材の成長応力に関する研究の現状と将来展望】

教科書全編に亘って説明されているように、裸子植物は、傾斜して生育する樹幹の下側にあて材を形成し、そこに圧縮の成長応力を発生するとされる。このことは、木材解剖学・化学的観点からは半ば常識となりつつある。一方、木本性被子植物（いわゆる広葉樹）では、明確な G 繊維を形成するかしないかは別として、多数の樹種が傾斜樹幹の上側に“引張あて材”を作り、そこに引張の成長応力を発生するものとされている。以上のように、傾斜して生育する樹幹は、傾斜の上側あるいは下側に沿ってあて材繊維を形成し、そこに特異的に大

きな成長応力を発生することで、傾いた樹幹を押し上げ（針葉樹の場合）、あるいは引っ張り上げ（広葉樹の場合）、これによって負重力屈性や種に固有な樹形を発現している。

広葉樹では、幾つかの“例外”も存在する（教科書 1.2 参照）。とくに注目すべきは、あて材としての機能を持つ二次木部組織を、傾斜樹幹の上側ではなく下側に作る樹種である。研究のきっかけは、吉澤伸夫らのグループによるチョウセンヒメツゲ (*Buxus microphylla*) についての研究であり、傾斜樹幹の下側に、針葉樹の圧縮あて材によく似た特徴を持つあて材繊維が形成されることが明らかにされた (Yoshizawa *et al.* 1993a, 1993b)。その後、Bailleres ら(1997)により、セイヨウツゲ (*B. sempervirens*) のあて材部には圧縮応力が発生することがわかった。同様なことが、アカネ科のクチナシ (*Gardenia jasminoides*) について (Aiso *et al.* 2013)、またオオバコ科の *Hebe salicifolia* についても報告されている (Kojima *et al.* 2012)。このほか、原始的被子植物であり、無道管のセンリョウ (*Sarcandra glabra*, センリョウ科) も、傾斜樹幹の下側にあて材組織を作り、そこには圧縮の成長応力を発生することが分かっている (Aiso *et al.* 2014)。おそらく今後も、新たな例が報告され続けるものと予想される。

では、裸子植物のあて材は、すべて圧縮あて材タイプとなるのだろうか。現存する裸子植物はすべて木本（樹木）となるが、それは4つのグループからなる。ソテツ類（3科300種）、イチョウ類（1科1種）、針葉樹類（8科540種）、グネツム類（3科90種ほど）である。傾斜樹幹に圧縮あて材をつくることが確認されている樹種は、針葉樹類の多くと、イチョウである（T. E. Timell による 1986 年刊行の名著 *Compression Wood in Gymnosperms* では 256 種についての記載があるが、イチョウ 1 種以外はすべて針葉樹である）。ソテツ類、グネツム類についてははっきりとした結論は出されていない。なお、成長応力という視点で裸子植物のあて材を見ると、ほとんど研究例がないことに気付く。裸子植物の成長応力についての報告例は、イチョウの他はすべて針葉樹に限られている。しかも、商業的に有用な樹種についてのものに限られ、種数で言えばおそらく 50 種を超えることはないだろう。針葉樹類以外では、講演者らのグループにより、イチョウに関するものが一例報告されているが、圧縮あて材の組織的特徴と成長応力との関係は、“針葉樹の圧縮あて材そのもの”だった (Shirai *et al.* 2016)。グネツム類グネツム科の高木である *Gnetum gnemon* については、講演者らによる測定例が一例だけ報告されている (Shirai *et al.* 2015) (別添資料を参照)。5 個体ほど測定したが、どれも傾斜樹幹の上側で引張の成長応力が相対的に大きくなっており、同時に仮道管の S<sub>2</sub> 層におけるマイクロフィブリル傾角 (MFA) が小さくなっていった。しかしながら顕微鏡形態学的な差異や化学的性質の違いは、傾斜の上下間で認められなかった。MFA と成長応力との関係は、モクレン科の例に類似していた（モクレン科の樹種は、傾斜樹幹に明確な G 繊維を形成しないタイプの引張あて材を作る）。このことから、裸子植物に形成されるあて材は、成長応力と言う観点からは、必ずしも圧縮あて材的ではないことが分かった。そこで、*G. gnemon* 以外のグネツム類の植物（たとえば Ephedraceae -マオウ科）に形成されるあて材（および対応する成長応力）に興味を持たれる。ソテツ類（3科からなる）についても同様である。もしかしたら、圧縮あて材的でも、引張あて材的でもないような、第3のタイプのあて材組織（たとえば師部などの木部外組織）かも知れない。そのようなあて組織であっても、発生する成長応力は十分に大きなものでなければならない（なぜならば負重力屈性を発現しなければならないからである）。調査結果が待たれる。

併せて、なぜ裸子植物に形成されるあて材組織は、概ね“圧縮あて材的”なのか、一方被子植物木本類（いわゆる広葉樹）に形成されるあて材は、概ね“引張あて材的”なのか。それぞれ例外が存在するが（たとえば、裸子植物における *Gnetum gnemon*、原始的被子植物における *Sarcandra glabra*、新生双子葉類における *Buxus* spp. など）、これら例外を追求することによって、謎が解明されるかもしれない。

## 【木材利用上の課題】

早生樹種などの広葉樹資源の用材化は、環境・資源問題を解決するキーワードとして、今後ますます重要性を増すだろう。各種のユーカリ類（フトモモ科）、アカシア類（マメ科）、グメリナ（シソ科）などが代表例であり、その多くは温帯産樹種よりも大きな引張応力を発生する。そのために、伐採や玉切りによって引き起こされる心割れや、製材時に生じる反り・曲がり深刻である。温帯産であっても、早生ポプラ類（ヤナギ科）や、我が国ではチャンチンモドキ（ウルシ科）やセンダン（センダン科）が該当し、やはり非早生樹種に比べ、大きな引張の成長応力によると思われる加工障害が甚だしい。用材化を進める上では、これらの問題を解決しなければならぬ。成長応力が大きい原因は、樹種としての特性や、若齢であるため樹幹の形状が必ずしも通直ではないこと、したがって局所的に引張あて材繊維が形成されることが挙げられるだろう。

人工林資源の成長応力については、樹種・品種特性をはじめ気候区分・植栽土壌・施業条件の影響が重要であるが、現状ではほとんどわかっていない。研究調査のためには、広域ネットワーク（ときには国際ネットワーク）の構築が有効である（例えば Kojima *et al.* 2012）。情報が完備されれば、成長応力を造林学的あるいは育種学的にコントロールする手立てが得られるだろう。

優良な天然木の供給が困難である現在、人工林丸太や雑木を使わざるを得ない。したがって、あて材が丸太や製材品に含まれるのは仕方がないだろう。要は、その挙動をコントロールするテクノロジーを構築することが肝要である。あて材が引き起こす問題は、成長応力による加工障害の他、難加工性、寸法不安定性（とくに繊維方向）などである。寸法不安定性に関わる問題として、筆者らのグループが最近注目しているのは、成長応力の湿熱回復挙動とそれに伴う寸法変化である。成長応力は、新しくできた二次木部組織に発生し、細胞活動を終えた後もそのまま残留するが、材を構成する細胞壁が粘弾性物質である以上、成長応力は弾性成分の他に、粘弾性成分をとしても蓄えられる。弾性成分は、材を細かくすればするほど（瞬間的に）解放されるが、粘弾性成分の解放（緩和という）には時間経過を要する。水分と熱とが同時に作用すると、粘弾性成分の解放は飛躍的に加速され（これを湿熱回復という）、その過程で木材試験片は、とくに接線方向に大きく伸びる。スギを用いた実験では、接線方向に生じる寸法変化のひずみは、平均で0.6%程度（100°Cの温水処理）となる。あて材を含む木材では、繊維方向にも大きく寸法変化する。圧縮あて材では1%近くに達し（Tanaka *et al.* 2014）、発達したG繊維からなる引張あて材では、さらに2%もの大きな値となる（100~120°Cの温水処理）。これらをいわゆる表面成長応力解放ひずみ（成長応力の弾性成分を解放することで得られるひずみ）と比較すると、接線方向では10~20倍、繊維方向でも10倍程度にも達する大きさである（Tanaka *et al.* 2014, Matsuo *et al.* 2015, Sujan *et al.* 2015, 2016）。乾湿繰り返しによっても、粘弾性成分の解放は加速される（Tanaka *et al.* 2014, Sujan 2016）。そんなにも大きい変形のポテンシャルエネルギーが粘弾性的に閉じ込められるメカニズムは何か、併せてどのようなメカニズムで解放されるのかを、系統的に解明しなければならない。製材したばかりの生材を人工乾燥（とくに高温乾燥）すると、著しく変形したり、あるいは内部割れなどの損傷を生じることがあるが、これには湿熱回復が大きく影響しているものと思われる。天然乾燥すればいいかと言うと、貯蔵や人件費などのコストの関係で、とくにプレミアムの付く工芸品への用途以外には非現実的だろう。そのような天然乾燥木材にしても、粘弾性成分湿熱回復による寸法変化挙動は、最終製品となったのちに何らかの原因で解放され（たとえば湿度の出入りや高湿度環境での加熱）、問題を起こすかもしれない。

引用文献

- Abe K, Yamamoto H (2006) Change in mechanical interaction between cellulose microfibril and matrix substance in wood cell wall induced by hygrothermal treatment. **J Wood Sci** 52: 15
- Aiso H, Ishiguri F, Takashima Y, Iizuka K, Yokota S (2014) Reaction wood anatomy in a vessel-less angiosperm *Sarcandra glabra*. **IAWA J** 35: 116
- Aiso H, Hiraiwa T, Ishiguri F, Iizuka K, Yokota S, Yoshizawa N (2013) Anatomy and lignin distribution of compression-wood-like reaction wood in *Gardenia jasminoides*. **IAWA J** 34: 263
- Almeras T, Clair B (2016) Critical review on the mechanism of maturation stress generation in trees. **J R Soc Interface** 13: 20160550
- Bailleres H, Castan M, Monties B, Pollet B, LaPierre (1997) Lignin structure in *Buxus sempervirens* reaction wood. **Phytochemistry** 44: 35
- Baba K, 他 18 名(2009) Xyloglucan for generating tensile stress to bend tree stem. **Mol Plant** 2: 893.
- Bamber R K (1978) The origin of growth stresses. IUFRO Conference paper, Phillipines, pp.7
- Boyd J D (1972) Tree growth stresses. V. Evidence of an origin in differentiation and lignification. **Wood Sci Technol** 6: 251
- Clair B, Almeras T, Yamamoto H, Okuyama T, Sugiyama J (2006) Mechanical behavior of cellulose microfibrils in tension wood, in relation with maturation stress generation. **Biophys J** 91: 1128
- Clair B, Almeras T, Pilate T, Jullien D, Sugiyama J, Riekel C (2011) Maturation stress generation in poplar tension wood studied by synchrotron radiation microdiffraction. **Plant Physiol** 155: 562
- Gorshkova T 他 10 名 (2015) Aspen tension wood fibers contain beta-(1--->4)- galactans and acidic arabinogalactans retained by cellulose microfibrils in gelatinous walls. **Plant physiol** 169: 2048
- Hayashi T, Kaida R, Kaku T, Baba K (2010) Loosening xyloglucan prevents tensile stress in tree stem bending but accelerates the enzymatic degradation of cellulose. **Russ J Plant Physiol** 57: 316
- Jacobs M R (1938) The fibre tension of woody stems with special reference to the genus *Eucalyptus*. **Common For Bur Aust Bull** 22: pp 39
- Kojima M, 他 6 名 (2012) Anatomical and chemical factors affecting tensile growth stress in *Eucalyptus grandis* plantations at different latitudes in Brazil. **Canad J For Res** 42: 134
- Matsuo MU, Niimi G, Sujana KC, Yoshida M, Yamamoto H (2016) Hygrothermal recovery of compression wood in relation to elastic growth stress and its physicochemical characteristics. **J Mater Sci** 51: 7956
- Mellerowicz EJ, Immerzeel P, Hayashi T (2008) Xyloglucan. The molecular muscle of trees. **Ann Bot** 102: 659
- Nishikubo 他 10 名(2007) Xyloglucan endo-transglycosylase (XET) functions in gelatinous layers of tension wood fibers in poplar. A glimpse into the mechanism of balancing acts of trees. **Plant Cell Physiol** 48: 843
- Sandquist D, Filonova L, von Schantz L, Ohlin M, Daniel G (2010) Microdistribution of xyloglucan in differentiating poplar cells. **BioResources** 5: 795
- Shirai T 他 11 名 (2015) Eccentric growth and growth stress in inclined stem of *Gnetum gnemon* L. **IAWA J** 36, 365
- Shirai, T 他 9 名(2016) Negative gravitropism of *Ginkgo biloba* (Ginkgoales): growth stress and reaction wood formation. **Holzforschung** 70: 267

- Sujan KC, Yamamoto H, Matsuo M, Yoshida M, Naito K, Shirai T (2015) Continuum contraction of tension wood fiber induced by repetitive hygrothermal treatment. **Wood Science and Technology** 49: 1157
- Sujan KC 他 7 名 (2016) Is hygrothermal recovery of tension wood temperature-dependent? **Wood Sci Technol** 50: 759
- Sujan KC (2016) PhD dissertation, Nagoya University
- Tanaka M, 他 7 名 (2014) The interrelation between microfibril angle (MFA) and hygrothermal recovery in compression wood and normal wood of Sugi and *Agathis*. **Holzforschung** 68: 823
- Tanaka M, Yamamoto H, Yoshida M, Matsuo M, Lahjie AM (2015) Retarded recovery of remaining growth stress in *Agathis* wood specimen caused by drying and subsequent re-swelling treatments. **Eur J Wood Prod** 73: 289
- Toba K, Yamamoto H, Yoshida M (2013) Micromechanical detection of growth stress in wood cell wall by wide angle X-ray diffraction (WAX). **Holzforschung** 67: 315
- 渡辺治人 (1965) 樹幹丸太の特性. 九州大学農学部木材物理学教室研究資料.
- Wardrop AB (1965) The formation and function of reaction wood, In Cellular structure of woody plants, Cote, W.A. Jr. (ed.), Syracuse Univ. Press, New York, 373-390
- Yoshizawa N, Watanabe N, Yokota S, Idei T (1993a) Distribution of guaiacyl and syringyl lignin in normal and compression wood of *Buxus microphylla* var *insularis* Nakai. **IAWA J** 14: 139
- Yoshizawa N, Satoh M, Yokota S, Idei T (1993b) Formation and structure of reaction wood in *Buxus microphylla* var *insularis* Nakai. **Wood Sci Technol** 27: 1

## あて材の形成と植物ホルモン

船田 良 (東京農工大学大学院農学研究院)

樹木は、生育環境の変化により樹幹が傾斜すると、本来の正しい位置に戻るために、あて材という二次木部組織を形成する。あて材の形成は、樹木の重力刺激への応答である。植物は、傾斜し重力方向の変化を感知すると、屈性が起こる。一次組織により構成される伸長中の莖では、重力方向の変化を感知すると傾斜上側と下側の間に伸長量の違いが生じ、偏差成長により屈曲が起こる。しかしながら、樹木の樹幹の大半は二次組織により構成され、伸長成長が既に停止しているため、偏差成長による屈曲が出来ない。そのため、樹幹はあて材を形成して重力屈性を示す。あて材を構成する二次木部は、傾斜していない樹幹に形成される正常な二次木部と比較すると、組織構造や細胞壁を構成する主要成分量や化学構造などが異なる。その結果、大きな成長応力を発生し、樹幹が屈曲する。あて材の形成は、巨大な生命体である樹木が姿勢制御を行うために不可欠な生理学的応答であり、重要な生存戦略のひとつである。

重力刺激があて材の形成を誘導する過程に、オーキシンなどの植物ホルモンが関与する結果が古くから多く報告されている。傾斜した針葉樹の樹幹下側には圧縮あて材が形成されるが、傾斜していない針葉樹の樹幹に高レベルのオーキシンを外部から塗布しても圧縮あて材が形成される (例えば尾中 1940; 図 1)。また、NPA や morphactin などのオーキシン移動阻害剤を樹幹に塗布すると、オーキシンの極性移動が妨げられて、塗布部上側に圧縮あて材が形成される (Phelps *et al.* 1977, Yamaguchi *et al.* 1980, Sundberg *et al.* 1994; 図 1)。さらに、圧縮あて材形成中の形成層細胞や分化中木部細胞内に含まれるオーキシンレベルは、正常材に比べて高い (Funada *et al.* 1990, Du *et al.* 2004)。したがって、高レベルのオーキシンが重力刺激を伝達し、圧縮あて材の形成を誘導すると考えられている。しかしながら、樹幹傾斜下側の形成層細胞や分化中木部細胞内に含まれるオーキシンレベルは、圧縮あて材形成を誘導するためには十分な高レベルではないという指摘もある (Wilson *et al.* 1989, Hellgren *et al.* 2004)。圧縮あて材の形成には、オーキシンレベルの増加だけでなく、オーキシン受容体の量的・質的变化が伴っている可能性も考えられる。さらに、圧縮あて材形成過程における、エチレンなど他の植物ホルモンとオーキシンとの相互作用の重要性も提唱されている (Du & Yamamoto 2007)。

広葉樹の引張あて材の形成過程においても、圧縮あて材同様にオーキシンの関与が考えられているが、未だ不明な点が多い。上に述べたように、針葉樹の圧縮あて材形成にはオーキシンレベルの増加が密接に関係していると考えられるが、広葉樹の引張あて材形成には高レベルのオーキシンは阻害的であることが多く報告されている。例えば、モニリフェラポプラ (*Populus monilifera*) (Nečesaný 1958) やセイヨウトチノキ (*Aesculus hippocastanum*) (Casperson 1965) およびアメリカハナノキ (*Acer rubrum*) (Cronshaw & Morey 1968) の樹幹を傾斜させ、傾斜上側に IAA を処理すると、引張あて材形成は抑制される。また、ヨーロッパヤマナラシ (*Populus tremula*) (Blum 1971) やセイヨウトチノキ (Casperson 1965)

では、直立した樹幹の片側に IAA を塗布すると、処理部位と反対側に引張あて材が形成されることが報告されている。さらに、アメリカハナノキ (Cronshaw & Morey 1965) やアメリカニレ (*Ulmus americana*) (Kennedy & Farrar 1965) では、IAA 移動阻害剤である TIBA を樹幹に環状に塗布すると、塗布部位の下部に引張あて材が形成される。これらの結果から、広葉樹の引張あて材は、樹幹内の IAA レベルに偏差分布が存在し、他の部位に比べて低い部位や IAA レベル自体が極めて低い部位に形成されると考えられていた。しかしながら Hellgren *et al.* (2004) は、傾斜させたヨーロッパヤマナラシ (*Populus tremula*) の形成層細胞や分化中木部細胞内に含まれる IAA レベルを詳細に測定し、樹幹上部の内生 IAA レベルは樹幹下部より高いことを報告しており、IAA レベルが低い部位で引張あて材が形成される、という仮説を否定している。

一方、あて材形成中の二次木部に特異的に発現する遺伝子やタンパク質の網羅的な解析が行われており、交雑ポプラ (*Populus tremula* L. x *Populus tremuloides*) やユリノキ (*Liriodendron tulipifera*) などの引張あて材形成中の分化中二次木部において、オーキシンやエチレンなど植物ホルモン関連遺伝子群の発現量の変化が報告されており、引張あて材形成と植物ホルモンとの密接な関係を示唆している。Moyle *et al.* (2002) は、交雑ポプラの樹幹を傾斜させ、傾斜上側の形成層領域におけるオーキシンのシグナル伝達に関与すると考えられている Auxin-responsive 遺伝子 (*aux/IAA: PttIAA*) の発現パターンを調べたところ、傾斜 6 時間後には *PttIAA1* や *PttIAA2* の発現量が減少するのに対し、*PttIAA7* の発現量は傾斜 24 時間後に増加し始め、11 日目には最大に達しことを報告している。一方、傾斜上側の形成層領域に含まれる IAA レベルは、傾斜後も有意な変化を示さなかった。また、Andersson-Gunnerås *et al.* (2006) も、同じく傾斜させた交雑ポプラの形成層領域に含まれる多くのオーキシン関連遺伝子が異なる発現パターンを示すこと、オーキシンの細胞内への流入に関与する *PttLax1* や *aux/IAA* の一種である *PttIAA5* の発現量が減少することを報告しており、引張あて材形成中の木部細胞ではオーキシンに対する反応性が変化することを報告している。さらに Jin *et al.* (2011) は、ユリノキの樹幹を傾斜させ、傾斜 6 時間後の形成層領域に含まれる遺伝子の発現パターンを調べたところ、傾斜上側におけるオーキシン関連遺伝子の発現量が傾斜下側に比べて有意に低いことを報告している。したがって、傾斜刺激により広葉樹の形成層領域に含まれるオーキシンレベルは大きくは変化しないが、ある特定の分化中木部細胞のオーキシンに対する感受性や反応性が変化し、引張あて材の形成が誘導される可能性が考えられる。また、圧縮あて材と同様に、オーキシンとオーキシン以外の植物ホルモンとの相互作用も重要であると考えられる。

一方、引張あて材の形成過程におけるジベレリンの重要性に関する報告がある。シダレザクラ (*Prunus spachiana*) の枝にジベレリンを供与すると、発達した引張あて材の形成が誘導され、垂れるはずの枝が立ち性のサクラ同様に斜め上方に成長する (Nakamura *et al.* 1994, Baba *et al.* 1995)。また、傾斜していない 4 種の広葉樹の樹幹にジベレリンを供与すると、重力刺激なしで塗布部に引張あて材が形成される (Funada *et al.* 2008)。さらに、Nugroho *et al.* (2012, 2013) は、paclobutrazole や uniconazole などのジベレリン生合成阻害剤を与えると、アカシア (*Acacia mangium*) 樹幹を傾斜させても引張あて材の形成が阻害され、重

力屈性が起こらないことを報告している (図2)。ジベレリンは、引張あて材の誘導に不可欠な植物ホルモンと考えられる。

あて材の形成機構に関しては、古くから多くの研究が行われているが、分子生物学的知見が依然十分ではない。その理由のひとつとして、あて材形成や重力屈性に関する樹木の突然変異体が見つかっていないことがあげられる。今後、変異体の作出や植物ホルモンの生合成経路を操作した組換え樹木を詳細に解析することにより、樹木の重力刺激応答機構の全貌が解明されることが期待できる。

#### 参考文献

- 尾中文彦 (1940) : 「樹木の肥大成長特にアテの形成に及ぼす Heteroauxin の影響に就て」、日本林学会誌 22、573-580.
- Andersson-Gunnerås, S., Mellerowicz, E.J., Love, J., Segerman, B., Ohmiya, Y., Coutinho, P.M., Nilsson, P., Henrissat, B., Moritz, T., and Sundberg, B. (2006) : “Biosynthesis of cellulose-enriched tension wood in *Populus*: global analysis of transcripts and metabolites identifies biochemical and developmental regulators in secondary wall biosynthesis”, *Plant J.* 45, 144-165.
- Baba, K., Adachi K., Take, T., Yokoyama, T., Itoh, T., and Nakamura, T. (1995) : “Induction of tension wood in GA3-treated branches of the weeping type of Japanese cherry, *Prunus spachiana*”, *Plant Cell Physiol.* 36, 983-988.
- Blum, W. (1970): “Über die experimentelle Beeinflussung der Reaktionsholzbildung bei Fichten und Papeln”, *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 80, 225-252.
- Casperson, G. (1965): “Über endogene faktoren derreaktionsholzbildung I. Wuchsstoffapplikation an kastanienepikotylen”, *Planta* 64, 225-240.
- Cronshaw, J., and Morey, P. (1968) : “The effect of plant growth substances on the development of tension wood in horizontally induced stems”, *Protoplasma* 65, 379-391. Du, S., Sugano, M., Tsushima, M., Nakamura, T., and Yamamoto, F. (2004) : “Endogenous indole-3-acetic acid and ethylene evolution in tilted *Metasequoia glyptostroboides* stems in relation to compression-wood formation”, *J. Plant Res.* 117, 171-174.
- Du, S., and Yamamoto, F. (2007) : “An overview of the biology of reaction wood formation”, *J. Inter. Plant Biol.* 49, 131-143.
- Funada, R., Mizukami, E., Kubo, T., Fushitani, M., and Sugiyama, T. (1990) : “Distribution of indole-3-acetic acid and compression wood formation in the stems of inclined *Cryptomeria japonica*”, *Holzforschung* 44, 331-334.
- Funada, R., Miura, T., Shimizu, Y., Kinase, T., Nakaba, S., Kubo, T., and Sano, Y. (2008) : “Gibberellin-induced formation of tension wood in angiosperm trees”, *Planta* 227, 1409-1414.
- Hellgren, J.M., Olofsson, K., and Sundberg, B. (2004) : “Patterns of auxin distribution during gravitational induction of reaction wood in poplar and pine”, *Plant Physiol.* 135, 212-220.
- Jin, H., Do, J., Moon, D., Noh, E.W., Kim, W., and Kwon, M. (2011) : “EST analysis of functional



- genes associated with cell wall biosynthesis and modification in the secondary xylem of the yellow poplar (*Liriodendron tulipifera*) stem during early stage of tension wood formation”, *Planta* 234: 959-977.
- Kennedy, R.W., and Farrar, J.L. (1965) : “Induction of tension wood with the anti-auxin 2,3,5-tri-iodobenzoic acid”, *Nature* 208, 406-407.
- Moyle, R., Schrader, J., Stenberg, A., Olsson, O., Saxena, S., Sandberg, G., and Bhalerao, R. P. (2002) : “Environmental and auxin regulation of wood formation involves members of the Aux/IAA gene family in hybrid aspen”, *Plant J.* 31, 675-685.
- Nakaba, S., Hirai, A., Kudo, K., Yamagishi, Y., Yamane, K., Kuroda, K., Nugroho, W.D., Kitin, P., and Funada, R. (2016): “Cavitation of intercellular spaces is critical to establishment of hydraulic properties of compression wood of *Chamaecyparis obtusa* seedlings”, *Ann. Bot.* 117, 457-463.
- Nakamura, T., Saotome, M., Ishiguro, Y., Itoh, R., Higurashi, S., Hosono, M., and Ishii, Y. (1994) : “The effect of GA<sub>3</sub> on weeping of growing shoots of the Japanese cherry, *Prunus spachiana*”, *Plant Cell Physiol.* 35, 523-527.
- Nečesaný, V. (1958) : “Effects of  $\beta$ -indoleacetic acid on the formation of reaction wood”, *Phyton* 11, 117-127.
- Nugroho, W.D., Yamagishi, Y., Nakaba, S., Fukuhara, S., Begum, S., Marsoem, S.N., Ko, J.H., Jin, H.O., and Funada, R. (2012) : “Gibberellin is required for the formation of tension wood and stem gravitropism in *Acacia mangium* seedlings”, *Ann. Bot.* 110, 887-895.
- Nugroho, W.D., Nakaba, S., Yamagishi, Y., Begum, S., Marsoem, S.N., Ko, J.H., Jin, H.O., and Funada, R. (2013) : “Gibberellin mediates the development of gelatinous fibers in the tension wood of inclined *Acacia mangium* Willd. seedlings”, *Ann. Bot.* 112, 1321-1329.
- Phelps, J.E., McGinnes, E.A.Jr., Smolinski, M., Saniewski, M., and Pieniazek, J. (1977) : “A note on the formation of compression wood induced by morphactin IT 3456 in *Thuja* shoots”, *Wood Fiber* 8, 223-227.
- Sundberg, B., Tuominen, H., and Little, C. H. A. (1994) : “Effects of the indole-3-acetic acid (IAA) transport inhibitors N-1-naphthylphthalamic acid and morphactin on endogenous IAA dynamics in relation to compression wood formation in 1-year-old *Pinus sylvestris* (L.) shoots”, *Plant Physiol.* 106, 469-476.
- Wilson BF, Chien CT, and Zaerr JB. (1989) : “Distribution of endogenous indole-3-acetic acid and compression wood formation in reoriented branches of Douglas fir”, *Plant Physiol.* 91: 338-344.
- Yamaguchi, K., Itoh, T., and Shimaji, K. (1980) : “Compression wood induced by 1-N-naphthylphthalamic acid (NPA) an IAA transport inhibitor”, *Wood Sci. Technol.* 14 181-185.

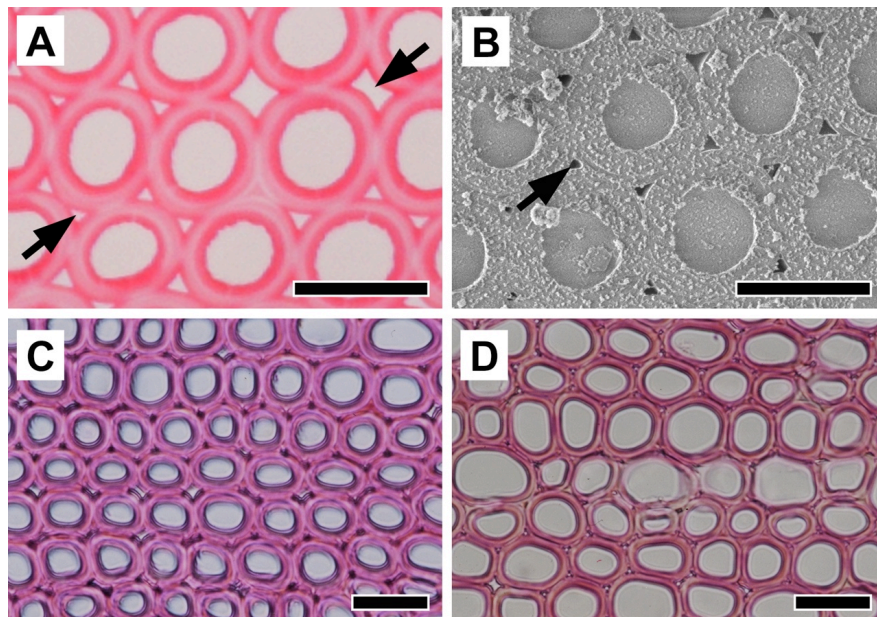


図1 圧縮あて材形成とオーキシシン A: ヒノキ (*Chamaecyparis obtusa*) の苗木を傾斜させると樹幹傾斜下側に細胞間隙 (矢印) が多い圧縮あて材が形成される。B: A と同じ試料の cryo-SEM (低温走査電子顕微鏡) 像。分化終了後の仮道管の内腔には水分が存在するが、いくつかの細胞間隙 (矢印) は水分を消失している (Nakaba *et al.* (2016))。C: 傾斜していないトドマツ (*Abies sachalinensis*) の苗木の樹幹にオーキシシンであるインドール酢酸 (IAA) を 1% 塗布すると、塗布部に圧縮あて材が形成される。D: 傾斜していないトドマツ苗木の樹幹にオーキシシン移動阻害剤である N-1-naphthylphthalamic acid (NPA) を 1% 塗布すると、塗布部上側に圧縮あて材が形成される。Scale bars = 20  $\mu\text{m}$  (写真は、半 智史氏、平井阿佐美氏、加藤文敏氏提供)

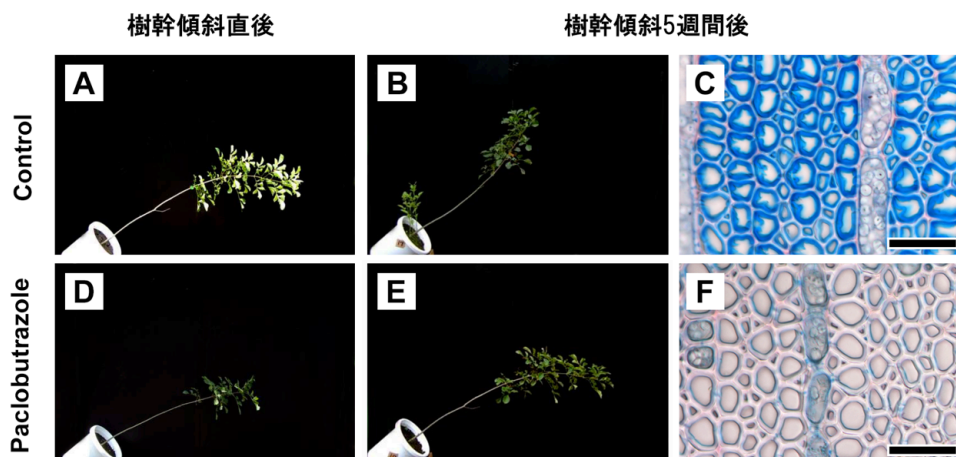


図2 引張あて材形成とジベレリン A-C: ヤチダモ (*Fraxinus mandshurica* var. *japonica*) の苗木を傾斜させると、樹幹傾斜上側にアストラブルーで染色されるゼラチン繊維が形成され、樹幹の負の屈性 (傾斜から直立への回復) が起こる。D-F: 土壌中にジベレリン合成阻害剤であるパクロブトラゾール (paclobutrazole) を供与した後、ヤチダモの苗木を傾斜させると、樹幹傾斜上側におけるゼラチン繊維の形成が阻害され、樹幹の負の屈性が起こらない。パクロブトラゾールやユニコナゾール P (uniconazol-P) などのジベレリン合成阻害剤は、アカシア (*Acacia mangium*) においてもゼラチン繊維の形成と樹幹の負の屈性を阻害する (Nugroho *et al.* (2012, 2013))。Scale bars = 50  $\mu\text{m}$  (写真は、木名瀬隆規氏、Widyanto Dwi Nugroho 氏提供)

日本木材学会 組織と材質研究会 2016 年秋季シンポジウム  
「あて材の科学 -樹木の重力応答と生存戦略-」  
講演要旨集

編集：石栗 太、相蘇春菜  
(宇都宮大学農学部)

発行：2016 年 9 月 30 日  
一般社団法人 日本木材学会 組織と材質研究会