

March 24, 2007  
藤村

**日本木材学会・組織材質研究会**

**2007年春季シンポジウム**

**樹木内の水分の分布と移動機構**

**日時：平成19年3月24日（土）**

**会場：東京農工大学（府中キャンパス）2号館**

## プログラム

(1) シンポジウムの趣旨説明 (13:00~13:10)

・・・ 森林総研・黒田克史

(2) 樹木の水分の利用と移動 (13:10~15:25)

樹木個体の水の利用特性

木部構造と水の移動様式

木部の水分通道とキャビテーション

・・・ 森林総研・石田厚

・・・ 九州大学・内海泰弘

・・・ 京都府立大学・池田武文

~ 16:15

(3) 樹幹内の横方向の水分移動 (15:40~17:10)

スギ心材・白線帯・辺材の水分分布と流体透過性

・・・ 兵庫農林水産技術総合センター・永井智

樹幹の放射方向における水の移動

・・・ 京都大学・岡田直紀

16:30~17:10~17:30

17:30~

18:20

(4) 総合討論

~~(17:10~17:30)~~

→ 黒田にお  
とつて  
黒田によるとりまとめ

・・・ 司会：森林総研・黒田克史

<懇親会> 東京農工大学 50 周年記念ホール

スギの黒色心材の mechanism  
= 高含水率心材

スギの黒色心材の mechanism  
= 高含水率心材

水分生理学 x 木材構造学

水分生理学 x 木材構造学

## 樹木個体にとっての水 ー生きていく樹木にとっての水ー

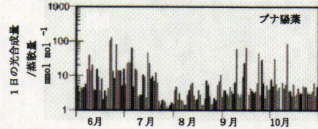
森林総合研究所、植物生態研究領域 石田 厚

植物にとって水がなければ気孔を開けず、光合成も行うことができない。従って成長や繁殖を行うための物質生産は、水を土壌から吸い上げてこそ成り立つ。しかし植物が光合成をするために気孔を開きっぱなしにしているのは、葉からの蒸散量が、根からの水の吸収量を上回り、しおれ枯れてしまう。従って植物は、気孔を開きたいけれども、開き続けるわけにはいかず、このことは特に「気孔のジレンマ」と呼ばれる。ここでは、樹木が気孔を開き生きていくために必要な水を、樹木個体がどのように利用しているか、またその水利用を制限する要因やトレード・オフの関係に関して、個体レベルと器官レベルから短く解説してみる。

水は、高い方から低い方へと水ポテンシャルの落差に従って動く。日中、水ポテンシャルは一般に、土壌から根、茎、葉、そして大気と低く、それに従って水は移動していく。この水の流れは、土壌 (soil)、植物 (plant)、大気 (air) の連続 (continuum) という意味で、それぞれの要素の頭文字をとって、SPAC と呼ばれる。この SPAC に一箇所でも水の動きをとどめる危険性が増した場合には、植物は気孔を閉じる。それでも水の動きがどこかで滞ってしまった場合には、葉を落としたり、さらに枝や個体の死までをももたらす。SPAC を流れる水は、蒸散に使われる水、すなわち気孔を開き光合成を行うために失われてしまう水で、これは蒸散流と呼ばれる。ここでは SPAC の順に従い、特に蒸散流に関係する樹木の水利用に関して、1) 個体レベルでの水の動き、2) 根の通水性、3) 茎の通水性、4) 葉の通水性と話を展開させる。樹木によって消費される水の多くは蒸散流であり、モル数レベルでは、1日の光合成によって得られた炭素の約10倍から100倍の水が使われる。蒸散流以外の水に関しては、蒸散流と比べればその量は少なく、また貯水機能やキャビテーションの修復など様々な場面で重要な機能を果たしているかもしれないが、その多くはわかっていない。2) 根の通水性に関しては、アクアポリンと根の通水機能が、個体としての水利用とどのように関連しているかについて述べる。アクアポリンはすべての生物の細胞膜に存在し、膜の水の通り道を作るタンパク質である。それは1992年に発見され2003年にその関係者にノーベル化学賞が与えられた、研究上では比較的新しいタンパク質である。またその研究も分子生物学や作物生理学に限られ、樹木の水利用に関してアクアポリンの役割はあまりわかっていない。3) 茎(幹)の通水性に関しては、キャビテーションの起こしやすさと起こしにくさ、そしてそれに関わる生理や形態的な特性をトレード・オフと関連させて述べる。また4) 葉の通水性に関しては、水の大きな通り道である葉脈と、細胞膜を通過する際に必要なアクアポリンの、気孔開度に関する意義について話す。また最後に、今後の研究に関して、トレード・オフやコスト・ベネフィットの概念の重要性、解剖学的な特性と生理機能との関連、水利用に関わるフエノロジーや光合成など他の生活史要素との関連について、短くコメントする予定である。

水が吸えなければ気孔も開かず、光合成もできない！  
 気孔のジレンマ： 気孔を開けないと光合成はできない、  
 でも開けっぱなしではおれちゃう！

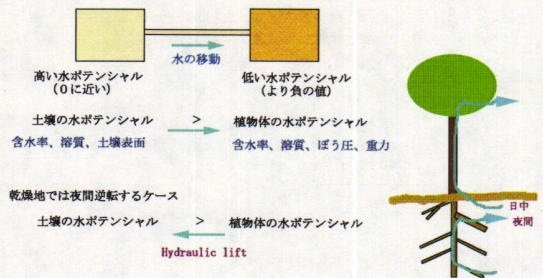
モル数では、1日の  
 光合成の10~100倍  
 もの水を消費。



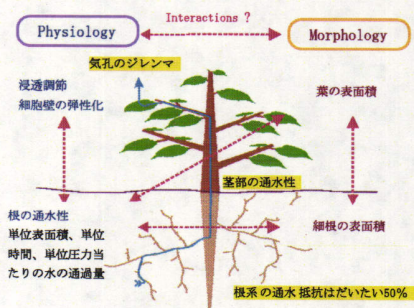
- 1) 個体としての水利用： 水ポテンシャルと水バランス
- 2) 根の通水性： カスバリー線とアクアポリン
- 3) 茎の通水性： 蒸散流に関わる問題（キャビテーション） 内海さん、池田さん
- 4) 葉の通水性： 葉脈とアクアポリン

1) 個体としての水利用： 水ポテンシャルと水バランス

水の移動は水ポテンシャルの差で動く（高い方から低い方へ）



SPAC model 土壌-植物-大気連続体モデル

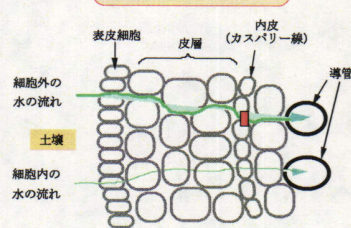


水の連続性

水の連続性

2) 根の通水性： カスバリー線とアクアポリン

根の輪切り断面の模式図



仮定

- 1) 細胞外の水の経路は、抵抗が小さい (?)
- 2) カスバリー線での水の流れはブロックされ、細胞膜での流れは制御 (?)
- 3) カスバリー線の内側に溶質を貯めることによって根圧を作り出す (?)

root hairは?

root hairは？  
 Shorea spp.には少ないため  
 大きな個体の根系全体を対  
 象とする実験のため

Shorea spp. 120株程度  
 大木個体の根系全体  
 対象とする実験のため

2) 根の通水性： カスバリー線と アクアポリン

細胞膜を通るときはアクアポリン（膜タンパク質）が制御  
 → 細胞膜は、単なる半透膜ではない。

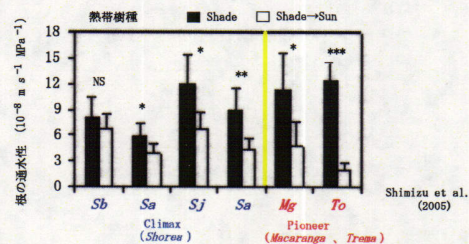
アクアポリン



Murata et al. (2000)

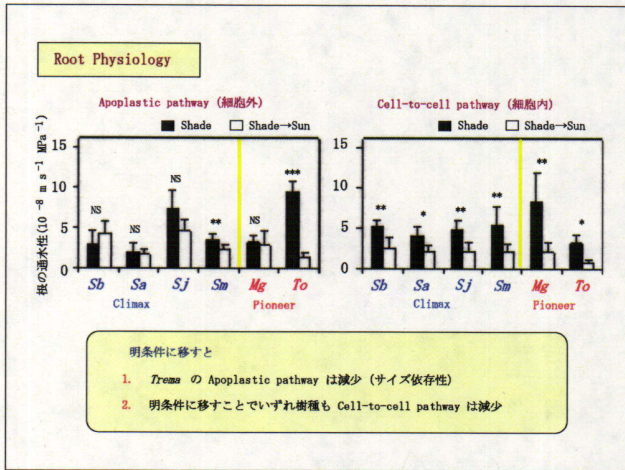
- 細胞膜上にある水を通過させるタンパク質で、細菌から、人を含む動物、植物にまで普遍的に存在
- いくつかの分子種 (TIP, PIP)
- 1992年に発見され、2003年発見者にノーベル化学賞
- タンパク質なのでターンオーバーが早い (日、週オーダー?)
- リン酸化によってゲートのON/OFFはできるが、単なるゲート (分、時間オーダー?) 水の動きは双方向
- 二酸化炭素分子も通す (直接光合成速度を制御)
- 水銀によって阻害 (阻害剤)

根の通水性： 単位細根面積当たり、単位圧力当たり、単位時間当たりの、吸水量



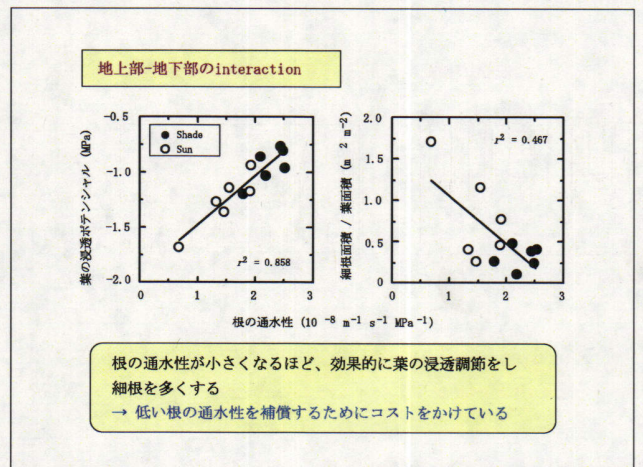
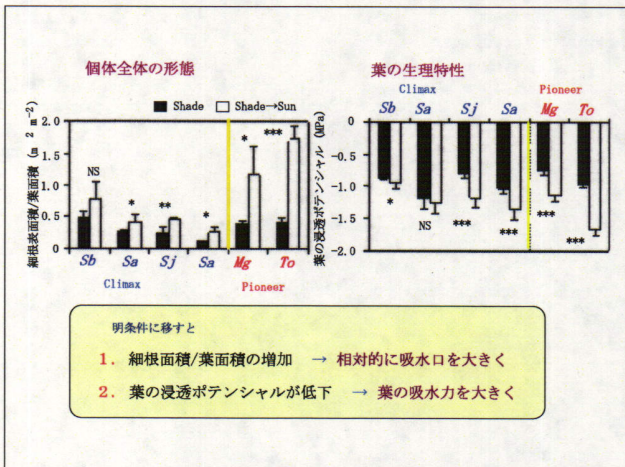
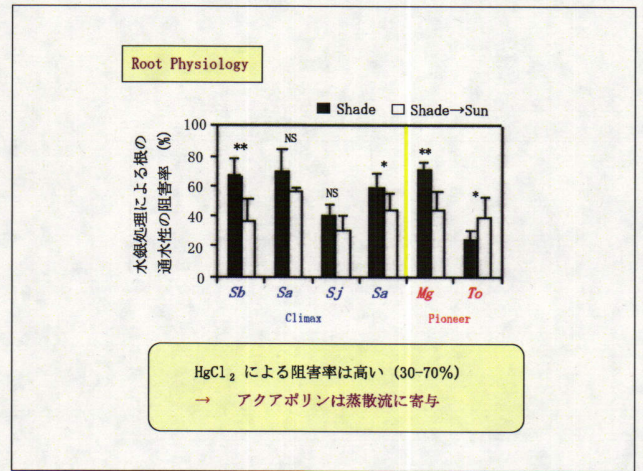
Shimizu et al. (2005)

明条件（乾燥？）で、根の通水性は低下  
 (予備実験： 1週間から10日間で反応するもよう)



水銀によるアークアボリンの阻害作用を用いた実験

水銀によるアークアボリンの阻害作用を用いた実験



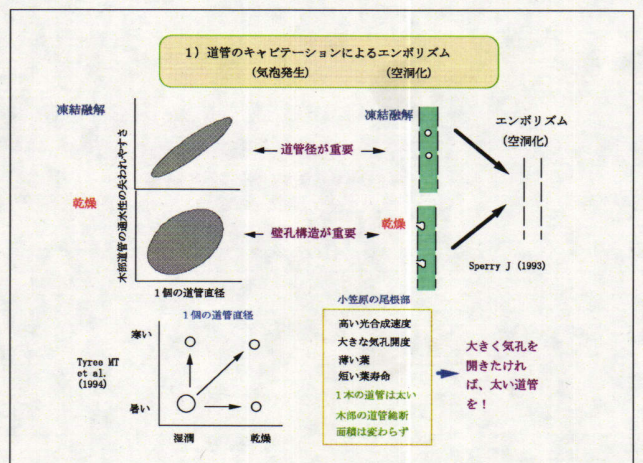
3) 茎の通水性: 蒸散流に関わる茎部の通導性

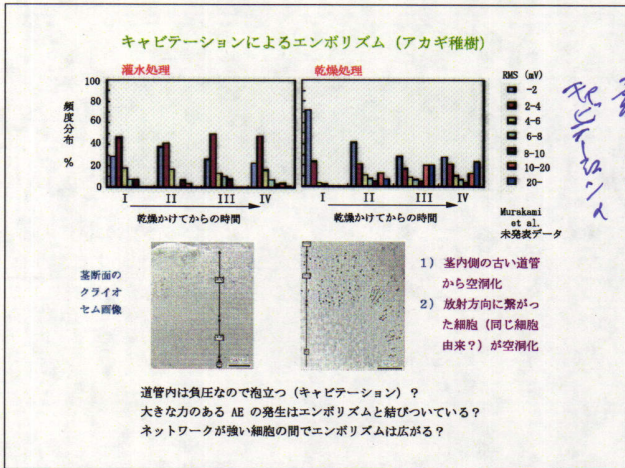
根: 横方向の流れ (乾燥すれば縦方向も重要?)

茎: 縦方向の流れ (乾燥すれば横方向も重要?)

茎の木部道管にキャビテーションを起こしてしまうと、水の流れはストップし、葉を落とすしかない!

- 1) キャビテーションをいかに起こさないようにするか? (材特性、道管や壁孔の構造?)
- 2) 起きたキャビテーションをいかに広げないようにするか? (細胞間、組織間のセグメンテーション?)
- 3) キャビテーションを起こした道管をどう再充填するか? (根圧? アークアボリン?)
- 4) 再充填できなければ、どう新しい道管を作るか? (貯蔵、形態形成、フェノロジー?)

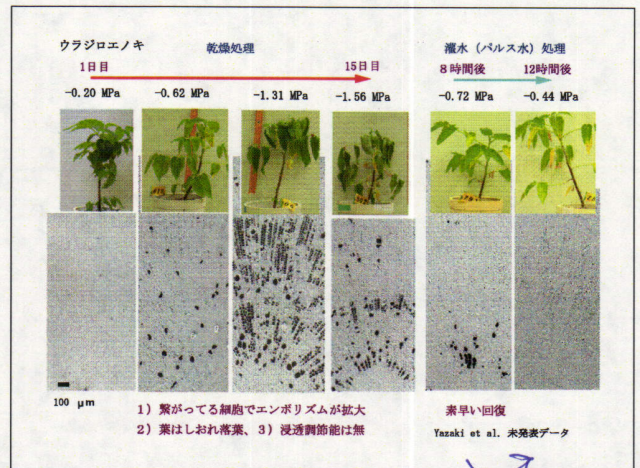




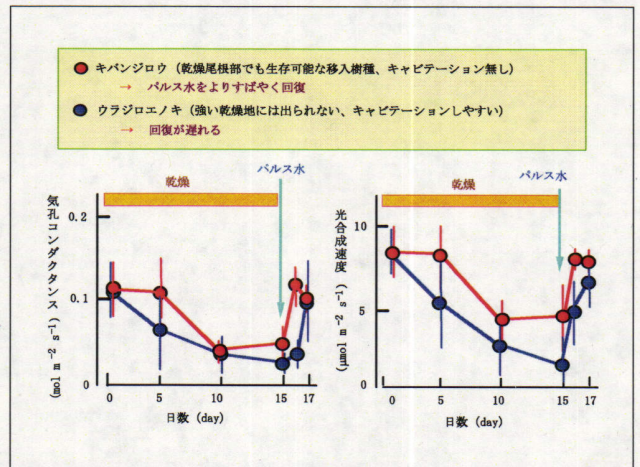
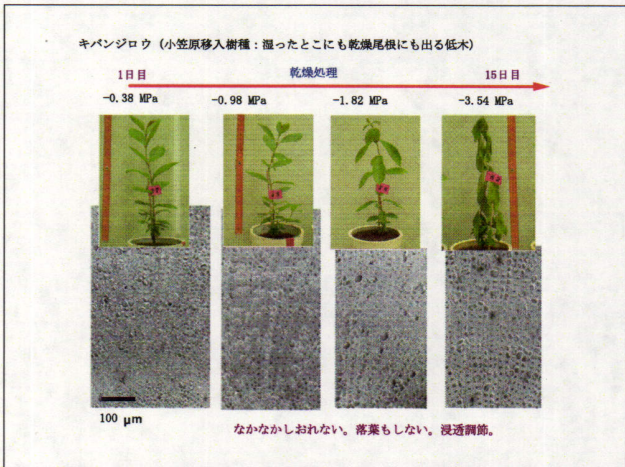
AE  
 ↓  
 embolism

AE に対する測定

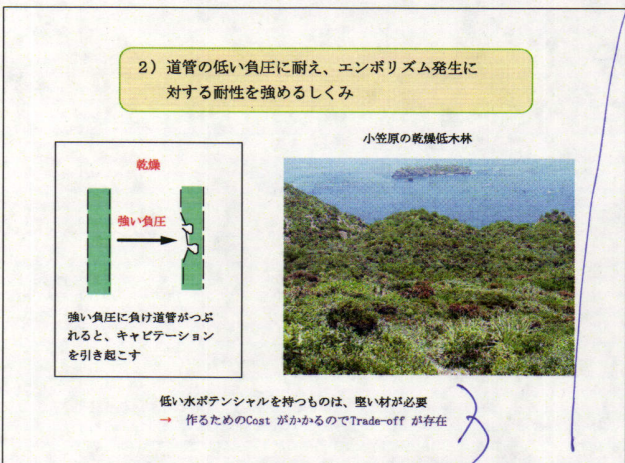
AE による測定



迅速な re-fill  
 ↓  
 道管の re-fill

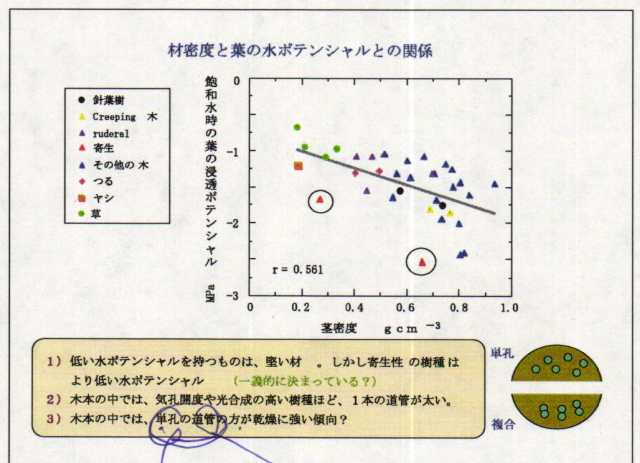


Fraxinus の厚壁 V  
 Betula spp. の Vessel 径  
 7対 8に 1対 1  
 晩年 Vessel の wall 厚



道管壁厚  
 周囲の細胞の壁?

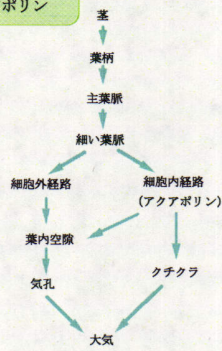
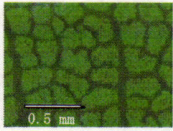
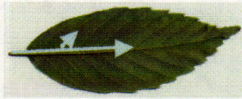
道管壁の厚さ  
 周囲の細胞の壁の厚さ?



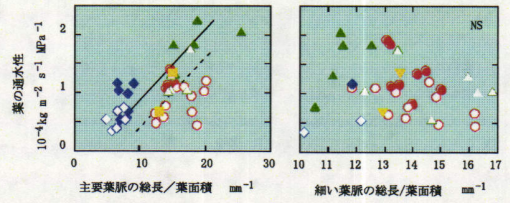
vessel solitary

Vessel solitary

4) 葉の通水性：葉脈とアクアポリン



葉脈長と個葉の通水性との関係

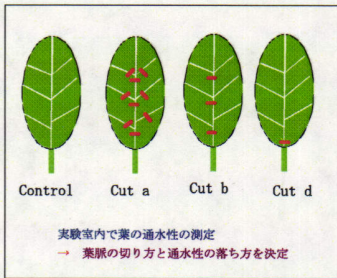
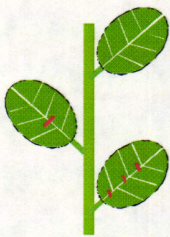


陰葉: ○; アラカシ, △; コナラ, ◇; クズ  
陽葉: ●; アラカシ, ▲; コナラ, ◆; クズ, ■; クリ

Harayama et al. 未発表データ

太い主葉脈が個葉の通水性と相関

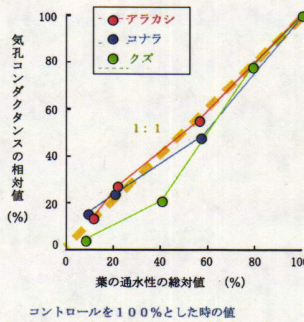
主葉脈が気孔開度に及ぼす影響 (実験1)



野外の木に着いている陽葉で、気孔コンダクタンスの測定  
→ 葉の通水性と日最大気孔開度との関係

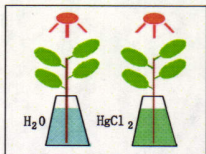
実験室内で葉の通水性の測定  
→ 葉脈の切り方と通水性の落ち方を決定

葉脈が気孔開度に及ぼす影響 (実験1)

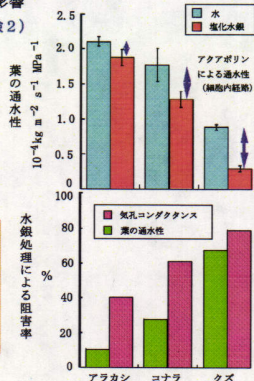


葉の通水性の低下に対して、1:1の関係で気孔コンダクタンスは低下  
→ 葉の通水性は気孔開度に直接影響

アクアポリンが気孔開度に及ぼす影響 (実験2)



- 1) 葉のアクアポリンは、葉の通水性の約10-70%を占める
- 2) アクアポリンを阻害することによって、葉の通水性の阻害以上に、気孔開度は低下  
→ アクアポリンは気孔開閉に直接関与



Perspective

- 1) Trade-off (コスト・ベネフィット)  
生理: アクアポリンは葉早く対応。でもおそらく高コスト  
形態: 反応は遅く環境の変化についていけない。でも作ってしまえば低コスト  
根系 (水の入口): 水をより取れるように。でも根へのコストや葉面積を減らす必要。  
葉群 (水の出口): 水を吸う力を強くなる。でも葉の浸透調節や、強い葉が必要。  
ウラボシノキ: キャビテーションを起こしても耐える。落葉、水の再充填が必要。  
キバシロウ (移入樹種): キャビテーションを起こさないよう。浸透調節が必要。  
アカギ (移入樹種): キャビテーションを起こしたら、地上部を枯らして休眠。貯蔵器官。
- 2) Anatomy と Physiology の関係 (Form and Function)  
→ 材密度、環/散孔材、仮/道管、複合道管、柔細胞、あて材の生理機能との関連



当年葉と前年葉と茎の vessel との connection

1 slide追加

1 slide 追加. 当年葉と前年葉と茎の vessel の connection

Perspective (樹木の水利用と関わる生活史)

- 3) キャビテーションを起こした場合、再充填は、どのような場面で重要なのか？  
またそのメカニズムは？ 根圧？ アクアポリン？ Anatomyとの結びつき？
- 4) キャビテーションは落葉と結びつくが（葉面の切り捨て）、逆に落葉はキャビテーションと関係するの？ → フェノロジー、光合成、蒸散、光阻害耐性との関係

タイ乾季  
乾季落葉樹林



乾燥常緑林



乾季のうちに葉や花のシュートが出る  
キャビテーション？

毎年同じ日に葉が枯れる？  
フェノロジーは日長？



irrigation のように  
明確な水分状態の変化ではないのでは？

irrigation なら  
明確な水分状態の変化ではないのでは？  
水は打てる？

# 木部構造と水の移動様式

九州大学 内海泰弘

## 1. はじめに

植物の中の水の動きを把握する試みは長年にわたり行われており、定量的な水の動態の把握については多くの研究があるが、組織、細胞レベルでの定性的な研究例は比較的少ない。ここでは水の定性的な動態、特に樹幹の木部における水の分布と移動様式を細胞レベルで可視化する方法について概説したい。

## 2. 樹幹木部の水分分布

樹幹の木部の水を可視化する試みは古くから行われており、光学顕微鏡<sup>1)</sup>やX線<sup>2,3)</sup>、NMRイメージング<sup>4,5)</sup>など様々な手法が用いられている。しかし、これらの手法では小径の道管や木部繊維、柔細胞内腔の水を観察するのは困難である。加えて気泡の存否といった細胞内の水の状態を観察することはできない。

低温走査電子顕微鏡(cryo-SEM)は植物の凍結試料の観察に用いられており<sup>6,7)</sup>、脱水や化学固定処理をすることなく細胞レベルでの組織の観察や水分分布の把握が可能である。cryo-SEMで植物組織の観察を行う場合、一般に凍結状態で割断した試料断面を観察する凍結割断法か凍結状態で切削した試料表面を観察する凍結切削法が用いられている<sup>8,9)</sup>。凍結割断法は植物細胞の微細構造の観察に適するが<sup>10,11)</sup>、樹木の二次木部の横断面をきれいに仕上げることが難しいため、道管や仮道管といった軸方向要素の水を観察する目的ではあまり用いられていない。一方凍結切削法は軸方向要素の観察に適しており<sup>12)</sup>、比較的広い面積の水分分布の観察が可能である(図1)。

蒸散を行っている植物の通水組織(仮道管や道管)内の水は大気圧以下の状態になっているので、未処理のまま通水組織を切断すると切断面から通水組織内に外気が引き込まれ、生きていた状態の水分分布から変化する可能性がある<sup>13)</sup>。これを避けるため植物組織を採取する前に試料を凍結させて水の移動を制限し、生きている状態に近い水分分布をcryo-SEMで観察する手法が1990年代より行われるようになってきた<sup>14,15)</sup>。樹幹の木部で行う場合は採取部位の直径よりやや大きめにプラスチック製の漏斗を整形し(図2A)、ガムテープ等で樹幹に固定したあと液体窒素を注ぎ(図2B)、樹幹の大きさに応じて一定時間液体窒素下で凍結させた後に、伐採して凍結部位の採取を行う(図2C)。凍結した試料は液体窒素下で保存し、観察時には凍結状態で試料表面を切削し、液体窒素で試料を冷却しながらcryo-SEM内に移動させて検鏡を行う。これらの処理により試料採取時の樹幹内の水分分布が観察時まで損なわれることなく観察できる<sup>16)</sup>。

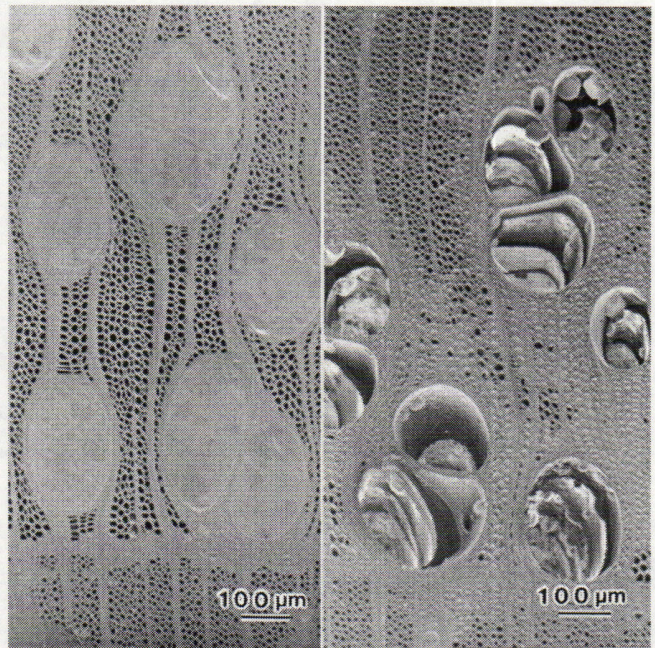


図1 ヤチダモ(*Fraxinus mandshurica* var *japonica*)最外年輪の孔圏部の cryo-SEM 写真。横断面。左 10 月。右 11 月。

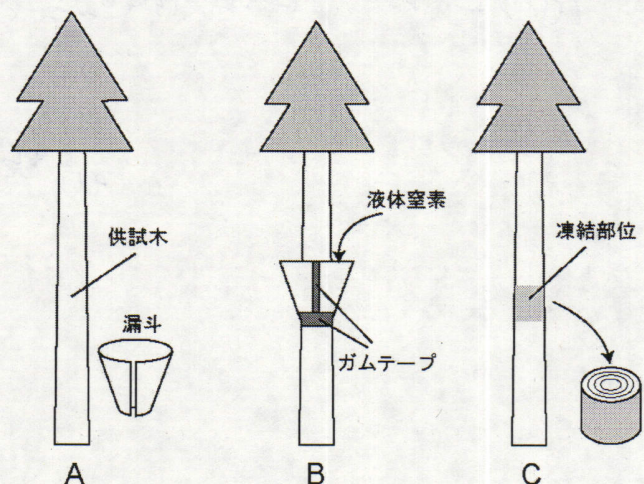


図2 立木凍結法の模式図。

7511-840

### 3. 樹幹木部の水移動

樹幹木部の水移動の可視化は立木に染料をトレーサーとして注入し、その移動経路を観察する手法（立木染色法）の他に、同位体をトレーサーとする手法<sup>17)</sup>や熱の移動を観察する方法<sup>18)</sup>などで行われてきた。この中で立木染色法は容易に屋外で実施することができ、組織レベルでの観察が可能のため、数多くの研究例がある<sup>19,20)</sup>。しかし立木染色法に用いられる染料の種類や濃度、試料作製法は研究者により様々であり、これまでに報告されてきた結果が厳密に水分通道経路を解析しているのかは必ずしも明確ではなかった。

そこで、立木染色法の各種の実験条件を検討した佐野らと梅林らの結果<sup>21, 22)</sup>をもとに樹幹木部の通道経路を細胞レベルで観察するのに適した設定を紹介したい。

#### a 染料の種類

多くの研究者により用いられている染料としてサフラニン、酸性フクシン、塩基性フクシン水溶液がある。開葉している同一樹種の異なる供試木に一齐に上記各種の染料を注入したところ、酸性フクシンが最も樹幹を上昇し、他の染料の2倍以上の上昇距離を示す場合もあった（図3）。

#### b 染料の濃度

染料の種類によっては濃度により上昇速度が異なる可能性が指摘されているが<sup>23)</sup>、酸性フクシンに関しては0.05~0.50%の範囲では染料の濃度による上昇速度の差は認められなかった。ただし、濃度が低くなるにしたがい観察される染色の程度が弱くなり明瞭な観察像をえにくくなった。

#### c 試料作成法

観察用の切片を作製する際に、試料を凍結乾燥した場合と室温で乾燥させた場合を比較したところ、凍結乾燥試料に比べて室温で乾燥させた試料では採取後に染料が木部のより広い範囲に拡散していた。同様に包埋や観察に用いる溶媒中に染料を拡散させない処理をした場合としなかった場合を比較したところ、未処理の試料では溶媒中に拡散した染料のため細胞レベルでの染料の局在を把握することができなかった。

以上のことから樹幹木部の通道経路を染料により観察する場合は、0.2%以上の濃度の酸性フクシン水溶液を用いて注入処理を行うこと、採取試料は凍結保存後に凍結乾燥を行い、乾燥後の試料の包埋ならびに観察時に染料が溶解しない溶媒を用いることにより、細胞レベルでの水分通道経路の把握が可能になると考える。

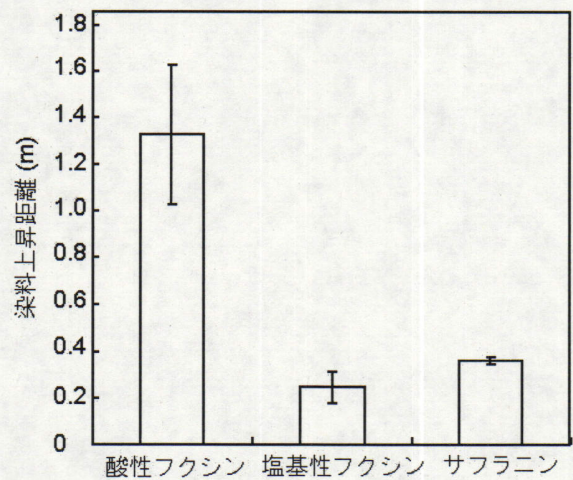


図3 アセビ (*Pieris japonica*) の樹幹における染料上昇距離。各染料を30分間注入 ( $n=4 \pm SD$ )。

### 4. 参考文献

1. Sucoff, E. (1969) Freezing of conifer xylem and the cohesion-tension theory. *Physiologia Plantarum* 22: 424-431.
2. Sano, Y. Fujikawa, S. and Fukazawa, K. (1995) Detection and features of wetwood in *Quercus mongolica* var. *grosseserrata*. *Trees* 9: 261-268
3. Nakada, R. (2006) Within-stem water distribution in living trees of some conifers. *IAWA Journal* 27: 313-327.
4. Xia, Y., Sarafis, V., Campbell, E. O. and Callaghan, P. T. (1993) Non invasive imaging of water flow in plants by NMR microscopy. *Protoplasma* 173: 170-176.
5. Kuroda, K., Kanabara, Y., Inoue, T. and Ogawa, A. (2006) Magnetic resonance micro-imaging of xylem sap distribution and necrotic lesions in tree stems *IAWA Journal* 27: 3-17.
6. Fujikawa, S., Suzuki, T., Ishikawa, T., Sakurai, S., and Hasegawa, Y. (1988) Continuous observation of frozen biological materials with cryo-scanning electron microscope and freeze-replica by a new cryo-system. *Journal of Electron Microscopy* 37: 315-322.

7. 佐野雄三, 藤川清三, 深沢和三 (1993) 樹木の凍列発生機構の研究. 凍結及び乾燥研究会会誌 39: 13-21.
8. Ohtani, J. and Fujikawa, S. (1990) Cryo-SEM observation on vessel lumina of a living tree: *Ulmus davidiana* var. *japonica*. IAWA Bulletin n. s. 11: 183-194.
9. Huang, C. X., Canny, M. J., Oates, K. and McCully, M.E. (1994) Planing frozen hydrated plant specimens for SEM observation and EDX microanalysis. *Microscopy Research and Technique* 28: 67-74.
10. Kuroda, K., Ohtani, J. and Fujikawa, S. (1997) Supercooling of xylem ray parenchyma cells in tropical and subtropical hardwood species. *Trees* 12: 97-106.
11. Kuroda, K., Kasuga, J., Arakawa, K. and Fujikawa, S. (2003) Xylem ray parenchyma cells in arboreal hardwood species respond to subfreezing temperatures by deep supercooling that is accompanied by incomplete desiccation. *Plant Physiology* 131: 736-744.
12. Nijssse J. P. and van Aelst, A. (1999) Cryo-planing for cryo-scanning electron microscopy. *Scanning* 21: 372-378.
13. Zimmermann, M. H. and Brown, C. L. (1971) *Trees, Structure and Function*. Springer-Verlag, Berlin.
14. Utsumi, Y., Sano, Y., Ohtani, J. and Fujikawa, S. (1996) Seasonal changes in the distribution of water in the outer growth rings of *Fraxinus mandshurica* var. *japonica*: A study by cryo-scanning electron microscopy. *IAWA Journal* 17: 113-124.
15. Utsumi, Y., Sano, Y., Funada, R., Ohtani, J. and Fujikawa, S. (2003) Seasonal and perennial changes in the distribution of water in the sapwood of conifers in a subfrigid zone. *Plant Physiology* 131: 1826-1833.
16. Utsumi, Y. and Sano, Y. (2007) Cryoplaning technique for visualizing the distribution of water in woody tissues by cryoscanning electron microscopy. In J. Kuo ed. *Electron Microscopy: Methods and Protocols*, Second Edition. Humana Press, Totawa, NJ, 497-506.
17. Postlethwait, S. N. and Rogers, B. (1958) Tracing the path of the transpiration stream in trees by the use of radioactive isotopes. *American Journal of Botany* 45: 753-757.
18. Anfodillo, T., Sigalotti, G.B., Tomasi, M., Semenzato P. and Valentini, R. (1993) Applications of a thermal imaging technique in the study of the ascent of sap in woody species. *Plant Cell and Environment* 16: 997-1001.
19. Baker, H. and James, W. O. (1933) The behavior of dyes in the transpiration stream of sycamores (*Acer pseudoplatanus* L.). *New Phytologist* 32: 245-260.
20. Maton, C. and Gartner, B. L. (2005) Do gymnosperm needles pull water through the xylem produced in the same year as the needle? *American Journal of Botany* 92: 123-131.
21. Sano, Y., Okamura, Y. and Utsumi, Y. (2005) Visualizing water-conduction pathways of living trees: selection of dyes and tissue preparation methods. *Tree Physiology* 25: 269-275.
22. Umebayashi, T., Utsumi, Y., Koga, S., Inoue, S., Shiiba, Y., Arakawa, K., Matsumura, J. and Oda, K. (in press) Optimal conditions for visualizing water-conducting pathways in a living tree by the dye injection method. *Tree Physiology*
23. 飯田生穂, 趙広傑, 時維春, 王庭魁 (1992) 立木注入法による材の染色 (Ⅲ) 木材用染料の選択に関する基礎的検討. 京都府立大学演習林報告 36: 29-36.

木部の水分通道とキャビテーション

池田 武文 (京都府大・院・農・森林生態)

はじめに

陸上に生育する植物は維管束系を有し、このことは植物の陸上への進出を可能にした大きな要因の一つである。維管束系の中の木部を構成する仮道管、道管は土壤中の水を樹体全体に効率よく運ぶための大事な通道組織である。何からの原因で水分通道組織が低下すると、樹体への水分供給が不足し、樹木の成長の低下や枝・根等も部分的な枯死、そして個体の枯死へと影響がおよぶ。水分通道機能の低下を引き起こす原因として、キャビテーションの発生によるエンボリズムが重要である。ここでは樹木の生理生態学的側面から、樹木の水分状態に与える水分通道機能低下の影響について以下の項目について述べる。

葉が萎れる水ポテンシャル  $\Psi_w$ , min 最低水ポテンシャルは  $\Psi_w$ , tlp を越えない

1. キャビテーションの発生機構
2. 樹木の水分状態を表すためのパラメータ

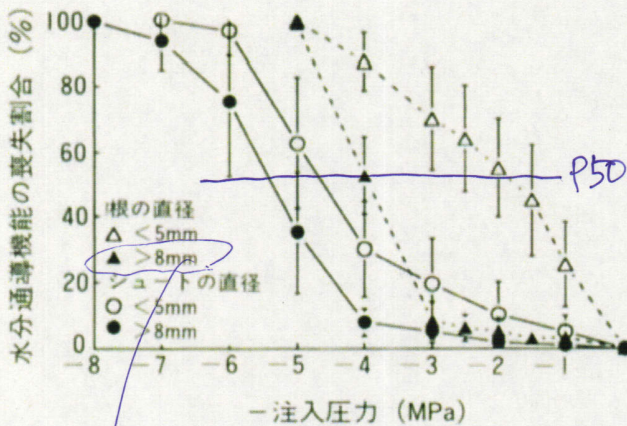
$\Psi_w$  (水ポテンシャル) =  $\Psi_p$  (圧ポテンシャル) +  $\Psi_o$  (浸透ポテンシャル)

$\Psi_w$ , tlp,  $\Psi_o$ , sat,  $\Psi_{pred}$ ,  $\Psi_{mid}$

葉の萎れは水ポテンシャル  $\Psi_w$  の最低値  $\Psi_w$ , tlp を越えない

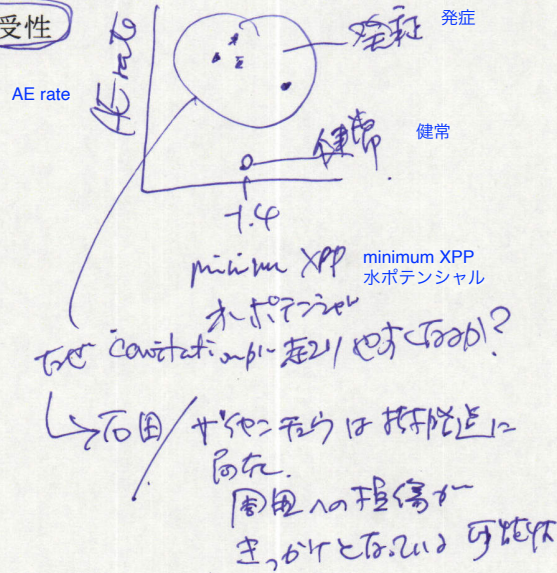
AE slide (Ikeda 1996)  
SWP = 水ポテンシャルの最低値

3. 樹高の限界
4. 樹木の水分状態におよぼす水分通道の影響
- 4-1. マツ材線虫病罹病マツのエンボリズム
- 4-2. 樹木の水分バランスの維持とキャビテーション感受性



空気注入法によって求めたダグラスファーの vulnerability curve (Sperry, J. and Ikeda, T., 1997)

他の3本とは異なる curve なのは?



なぜ cavitation が起こりやすくなるのか?  
=>石田 ザイセンチュウは樹脂道に局在  
周囲への損傷がきっかけとなる可能性

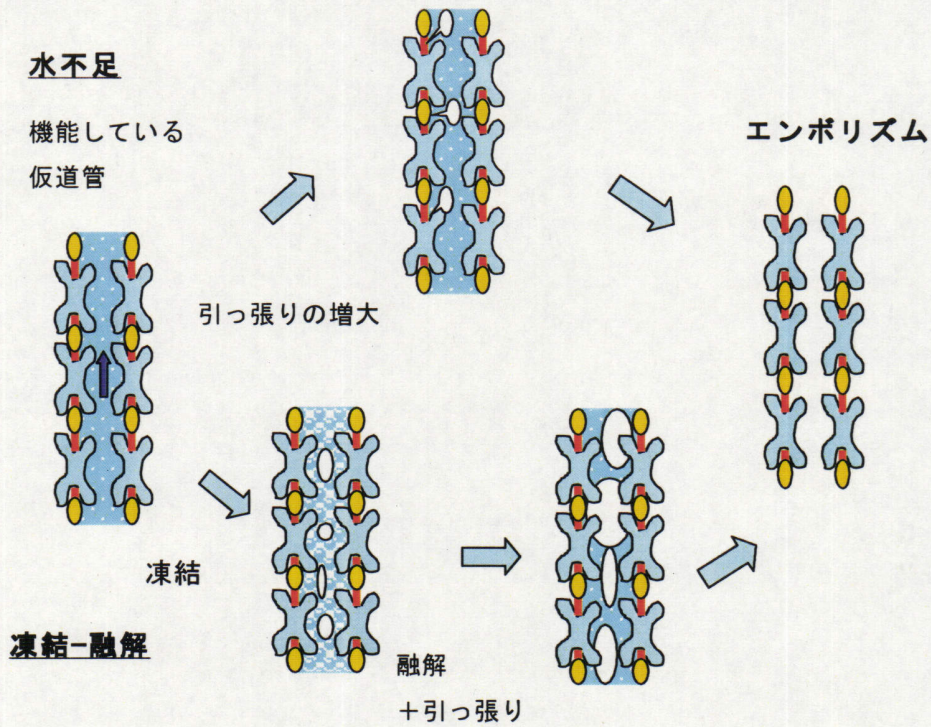
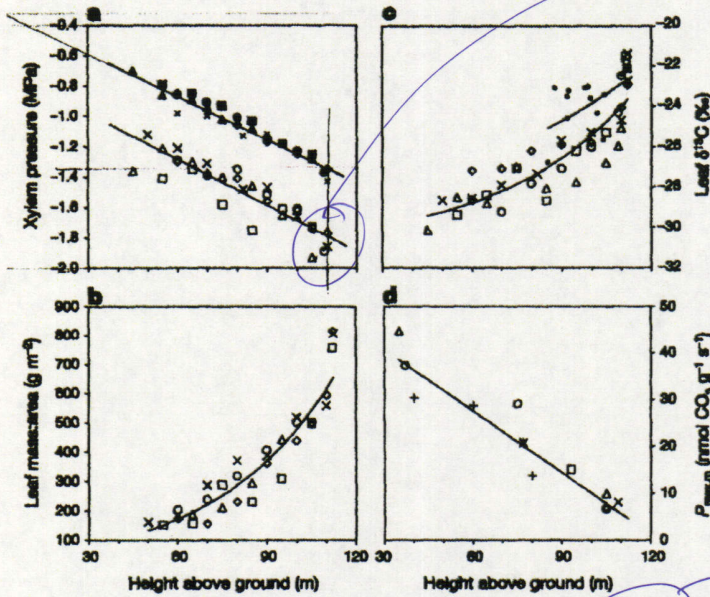


図 キャビテーション発生機構



これは  $\psi_{w, min}$  ほど低くない (-2.0)

ヒノキの  $\psi_{w, min}$  ほどにも低くない (-2.0)

樹高の限界

(Nature 428:851, 2004)

光合成速度

*Sequoia sempervirens*

*Sequoia sempervirens*

Figure 1 Variation with height in physiological and structural features of redwood trees at Humboldt Redwoods State Park, California. a, Xylem pressure of small branches

Dependent variable	Equation	Limit value of dependent variable	Maximum height (m)
$\psi_{midday}$ (MPa)	$\psi = -0.00973h - 0.712$	-1.9	122
LMA ( $g\ m^{-2}$ )	$LMA = 37.43 \exp(0.0255h)$	833	122
$\delta^{13}C$ (‰)	$\delta^{13}C = 0.559 \exp(0.0229h) - 31$	-20	130
$P_{max}$ ( $nmol\ g^{-1}\ s^{-1}$ )	$P_{max} = -0.434h + 54.3$	0	125

The relationship of physiological and structural variables to height in redwoods at Humboldt Redwoods State Park, California. The equations describe the relationship of the dependent variable to height for data from all study trees combined. See text for explanations of limit values for dependent variables.

スギ心材・白線帯・辺材の水分分布と流体透過性

兵庫県立農林水産技術総合センター（森林林業技術センター） 永井 智

スギ丸太の減圧処理による心材・白線帯・辺材の気体透過性評価

近年、乾燥材の需要が増加の一途を辿っているが、我が国の代表的樹種であるスギは、その心材含水率が40%程度のもから200%をこえるものまで様々である<sup>1)</sup>ことから、その乾燥処理方法が問題となっている。一方、スギ“白線帯<sup>2)</sup>”に関する細胞学的研究<sup>3)</sup>によれば、含水率は辺材と白線帯の境界部で減少しはじめ、白線帯内でさらに低含水率となること、さらに、仮道管の有縁壁孔対の閉そくが辺材と白線帯の境界部で急激におこることが報告されている。加えて、古い書物<sup>4)</sup>によれば、酒樽の側板（樽，くれ）にはスギ心材—白線帯境界部の板目板（甲附，こうづき；内稀，うちまれ）が使用されるとの記載がある。以上のような報告や記録も相まって、スギ心材の乾燥が容易でない一因として、1) 心材の仮道管有縁壁孔対が閉鎖しているため、心材内での水分移動が困難であること、2) 心材を取り囲む白線帯の含水率が低く、多くの壁孔対が閉鎖しているため、心材水分の外側への移動が一層困難であることなど、部位による透過性の変異が考えられてきた。しかしながら、実大材内の透過性を非破壊的に評価することは難しいため、その評価方法を含めて十分には明らかにされていなかった。

本研究では、実大丸太の心材・白線帯・辺材各部に圧力計を接続し、真空缶内で減圧処理し（図1）、内部圧力の経時変化をもとに透過性を評価するという方法を考案することによって、様々な露出・密封条件（例えば図2）や含水率状態の実大丸太内における三次元的な気体透過性を評価してきた<sup>5,6,7,8)</sup>。結果の概略は以下の通りである。

- ①心材の透過性は、含水率の高低や葉枯らし処理の有無、周囲を取り囲む白線帯の存在とは関わりなくきわめて低い。
- ②白線帯は含水率の高低や葉枯らし処理の有無に関わりなくきわめて透過性が高い。
- ③辺材では含水率の低下、空げき率の増大に伴って気体透過性が著しく向上する。ただし生材状態でも接線方向の透過性は比較的高い。
- ④丸太周囲から樹皮、辺材を貫通し、白線帯に達する半径方向の気体透過経路が存在する。

圧力の急化(低下)  
(含水率が?)  
と考える。  
圧力の変化(低下)  
(気体だからと考える)

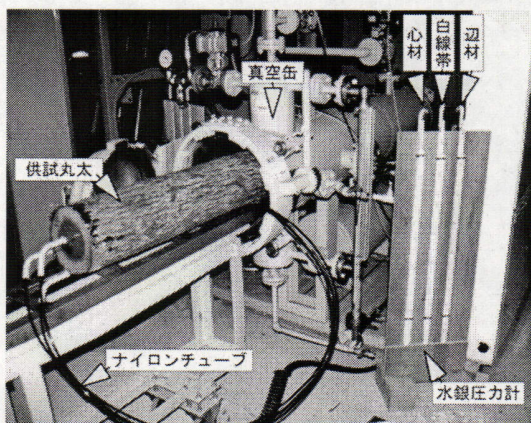


図1 実験装置

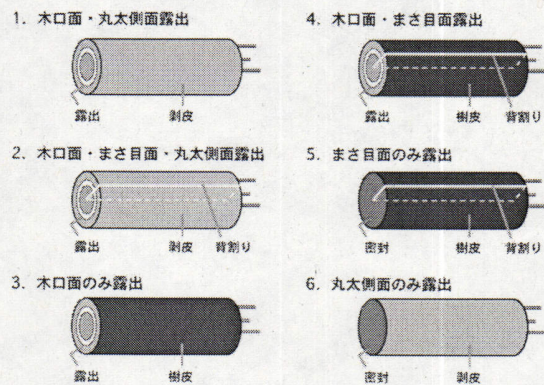


図2 供試丸太条件

生立木における水分存否と流体透過性の関係

針葉樹材中の流体透過性には仮道管有縁壁孔対の開閉状態が関与していることは広く知られているが、上述①～③の結果から、生材状態にある白線帯および辺材の気体透過性には、含水率や空げき率、すなわち自由水の存否も

大きく影響していることが示唆された。一方④に関しては、樹木の心材化を誘起する因子として「移行材」,「水分消失」そして「空気の導入」が挙げられており、この空気が樹木のどの部位から樹体内に取り入れられているかが問題とされている<sup>9)</sup>。さらに、樹木の木部内における生活細胞への酸素の供給、あるいは生活細胞からの二酸化炭素の排出、すなわち代謝作用に関わる気体通導系に関しては、放射組織中の細胞間げきがその役割を担っていることが示唆されている<sup>10,11,12)</sup>。しかしながら、立木状態での細胞間げき中の水分存否は明らかにされていない。そこで本研究では、立木凍結法、軟X線法および cryo-SEM 法を用いて樹幹内の水分存否を細胞レベルで観察することにより、実大丸太で認められた現象①～④との関連性について検討した<sup>13,14)</sup>。その結果、以下のことが推察された。

- ①心材では、自由水が存在しない低含水率部位の有縁壁孔対はほとんど閉鎖しており、気体の透過を妨げている。
- ②白線帯では、少なくとも早材において気体の透過を妨げる自由水がほとんど存在しないこと、および生材丸太において気体透過性が著しく高いことを併せて考えた場合、早材の仮道管有縁壁孔対の多くは完全には閉鎖していない。
- ③辺材での水分消失は年輪前半の領域で生じ易く、この領域からの脱水の程度が含水率の低下、空げき率の増大、そして気体透過性の向上に影響する。
- ④放射組織中の細胞間げきは、立木の樹幹内や伐倒後の材内において、気体透過経路として機能し得る。

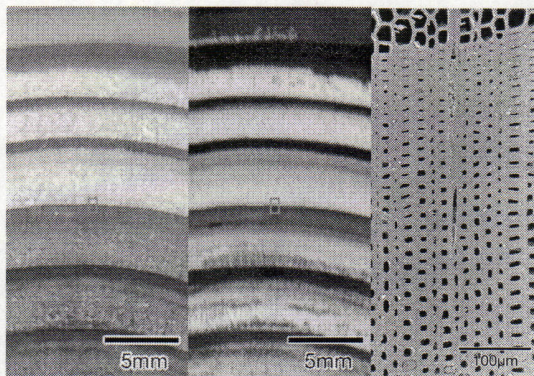


図 3

白線帯部横断面 (左から実体・軟X線・cryo-SEM 像)

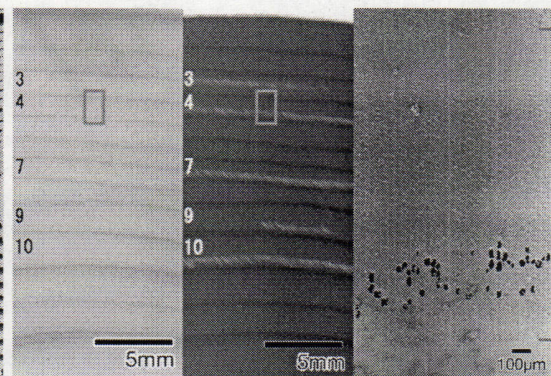


図 4

辺材部横断面 (左から実体・軟X線・cryo-SEM 像)



図 5

辺材部接線断面  
(cryo-SEM 像)

### 辺材から心材への自由水移動の可能性

スギ高含水率心材への水分移動経路は明らかにされていない。低含水率である白線帯は地上高を問わず心材の周囲に認められ<sup>15)</sup>、ほぼ飽水状態の辺材から心材を隔離している。放射組織についても、白線帯部では空洞化した、あるいは液性に乏しい放射柔細胞が認められるとともに<sup>13)</sup>、細胞間げきにもほとんど自由水は含まれていなかった<sup>13,14)</sup>。つまり、心材への水分移動経路として、辺材から心材への放射方向での自由水移動の可能性を支持する結果は得られていない。

白線帯では早材の水分は概ね消失しており、心材・白線帯境界付近で早晚材を通じた水分消失領域が認められることもあるが<sup>13,14)</sup>、晩材仮道管は概ね自由水を保持している<sup>14,15)</sup>。心材への水分移動が自由水の状態で行われていると仮定したとき、軸方向の水分移動について、例えば同一生長輪に心材、白線帯、辺材が分布しているならば、辺材から白線帯(の晩材仮道管)を介して心材へと自由水が連続的に移動可能な経路が存在し得ることになる。

そこで本研究では、心材・白線帯・辺材の同一生長輪単位での樹高方向分布をもとに、1) 樹幹内における辺材

の白線帯化，心材化の過程，2) 辺材から心材への軸方向での自由水移動の可能性，について検討した<sup>16)</sup>。一連の観察から以下のことが推察された。

1) 樹幹内における辺材の白線帯化，心材化の過程

- ・ 同一生長輪における辺材から白線帯への移行は樹幹の頂端付近で始まり，複数年にわたって下方へと進行する。
- ・ 同一生長輪における白線帯の心材化も樹幹の上方で始まり，複数年にわたって下方へと進行する。
- ・ したがって，同一生長輪において樹幹上方で心材，その下方で白線帯，さらに下方で辺材という分布状態は通常に認められる。
- ・ 逆に，樹幹下方で心材化している生長輪の場合，上方の同一生長輪は基本的に心材化している。

2) 辺材から心材への軸方向での自由水移動の可能性

- ・ 少なくとも樹幹内において辺材から心材へと重力により自由水が同一生長輪内を移動（降下）している可能性はない。
- ・ しかし，辺材-白線帯（晩材仮道管）-心材間を自由水の状態で軸方向に移動（上昇）可能な経路は存在する。

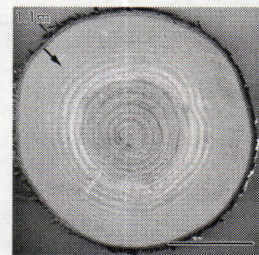
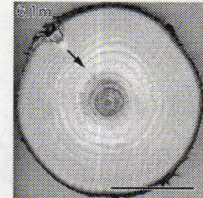
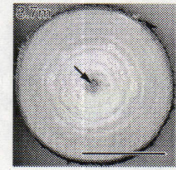


図6 同一供試木で異なった地上高の木口断面（実体画像） 矢印：樹皮側から10年輪目。スケール：50mm。

- 1) 河澄恭輔，小田一幸，堤 壽一，九大演報，64，29（1991）。
- 2) 黒鳥四朗，日本林学会誌，36，15（1954）。
- 3) T. Nobuchi, H. Harada, Mokuzai Gakkaishi, 29, 824（1983）。
- 4) 農商務省山林局編纂，“木材ノ工藝的利用”，1308pp.（1912）。
- 5) 永井 智，谷口義昭，材料50，409（2001）。
- 6) 永井 智，谷口義昭，材料51，379（2002）。
- 7) 永井 智，谷口義昭，材料52，368（2003）。
- 8) S. Nagai, Y. Taniguchi, T. Nakai and H. Abe, Proceedings of the 16th International Wood Machining Seminar, Matsue, p.655（2003）。
- 9) 樋口隆昌，木材工業，18，313（1963）。
- 10) E. L. Back, Wood Science, 2, 31（1969）。
- 11) D. D. Hook and C. L. Brown, Botanical Gazette, 133, 304（1972）。
- 12) 見尾貞治，松本 昴，九州大学農学部演習林報告，51，1（1978）。
- 13) 永井 智，内海泰弘，中井毅尚，安部 久，谷口義昭，藤川清三，第54回日本木材学会大会研究発表要旨集，札幌，p.63（C41145）（2004）。
- 14) 永井 智，内海泰弘，佐野雄三，中井毅尚，安部 久，谷口義昭，藤川清三，第55回日本木材学会大会研究発表要旨集，京都，p.44（A60915）（2005）。
- 15) R. Nakada, Y. Fujisawa and Y. Hirakawa, J. Wood Sci., 45, 188（1999）。
- 16) 永井 智，第56回日本木材学会大会研究発表要旨集，秋田，p.99（PC010）（2006）。

## 樹幹の放射方向における水の移動

京都大学農学研究科森林科学専攻 岡田直紀

スギの黒心材やトドマツの水食い材のように、心材の全域または一部（トドマツでは時に辺材の一部）の含水率が著しく高くなる樹種があり、木材利用上の障害となっている。また、生育環境が周期的な乾燥にさらされる熱帯季節林の樹種では、樹体内に蓄えた水を利用するものが知られている。これらの樹種では、辺材と心材の間で、また心材の内部で水の移動が生じていることを示している。こうした現象的は古くから知られているが、その原因と機構についてはまだ十分な説明がなされていない。ここではこれまでの知見を大まかに整理するとともに、スギ樹幹内での放射方向における水の移動に関して、考え得る機構について述べる。

多湿心材、水食い材について；何が原因か

国内では先に挙げたスギ、トドマツのほか、ニレ、ヤチダモ、ポプラなどに多湿心材、水食い材が発生することが知られている。Ward and Pong (1980)では米国の有用材のうち、針葉樹で3科13属43種、広葉樹で19科、26属、80種について wetwood の発生を挙げている。その発生原因については、機械的傷害、微生物の侵入が従来から指摘されており、それとともに土壌水分や土壌養分の影響を受けるとも言われてきた (Ward and Pong, 1980; 平川他 2004) が、一致は得られていない。一方で、いくつかの樹種については、心材の含水率が高くなることはその樹種に固有の性質とする考えもある (平川他 2004)。

水はどこから来るのか

従来から、枝や根の傷害をとおして樹幹内に水が侵入するという考え(例えば Etheridge and Morin, 1962; Bauch et al. 1975)と、辺材から心材に水が移動するとの考え (Coutts and Rishbeth, 1977)がある。いずれの場合においても、心材への水の移動経路の推定に止まっていて、水移動の機構の説明にまでは至っていない。心材の高含水率がある樹種にとって固有の性質だとすれば、傷害や微生物の作用とは無関係の筈であるから、外部からの水の侵入ではなくて、樹幹の内部において心材への水移動が生じていると考えなければならないであろう。

水はどのような機構で移動するのか

トドマツの水食い材では水とともに微量元素の集積がしばしば見られることから、浸透圧による水の流入が提唱されている (石井・深沢, 1987)。しかし浸透圧説に従うと、心材部に水が流入するには自由水のつながりと溶質の移動をさまたげる半透膜が必要であり、トドマツの水食い材はいずれの条件をも満たしていない。ただし、微量元素の集積は他の樹種 (例えばスギ黒心材) でも報告されているので、何らかの関与が予想される。このほか、放射柔細胞を通じた辺材からの能動的な輸送 (Coutts and Rishbeth, 1977) も一つの可能性といえる。

樹幹部に水を貯蔵する樹種と水利用

乾燥環境に生育するバオバブ (*Adansonia*) の仲間は、幹に蓄えておいた水を乾季に利用すると言われてきた。実際、樹幹内部の材では乾季に含水率が低下することが、計測によって確かめられている (Chapotin et al, 2006a)。貯蔵部と通導部をつなぐのは柔

組織であるが、その木部構造は通導抵抗が大きくて急速な水輸送は難しいものと考えられた(Chapotin et al, 2006b). なお、コナラでも日中の心材含水率が低下すると報告され(瀧澤他, 1996), 発達した放射組織を通じての辺材への水輸送が示唆されている。

#### スギ樹幹内の水ポテンシャルの分布と放射方向の水移動

これまでの研究では、現象の把握とそれに基づく推論が多く、水ポテンシャルの違いに基づいた議論はほとんど行われていない。立木樹幹の水ポテンシャル測定は実際にはかなり困難であるが、間接的にはそれを知る手がかりがある。

スギ辺材部には対しては、蒸散経路を知る手段として染料を注入する実験がよく行われるが、心材に対しては困難である(岡田, 未発表). すなわち、辺材の圧ポテンシャルは日中に大きく低下するが、心材では大気圧と差がないものと考えられる。このことは心材の方が辺材よりも圧ポテンシャルが高いことを意味している。また、イオンなどの溶質を辺材よりも多く含むスギ心材では、浸透ポテンシャルは辺材よりも低い。圧ポテンシャルと浸透ポテンシャルのこのような差が維持されていることは、スギの心材と辺材との間に活発な水の移動が生じていないことを予想させる。スギでは心材と辺材との間に含水率の低い白線帯が存在し、両者の間に自由水の連絡がないためであろうと推定される。それにもかかわらず、心材領域の拡大にともなって水が集積する仕組みをどのように説明できるだろう。

スギ樹幹内の水の水素同位体比を測定すると、辺材、白線帯、心材とで値が異なる(岡田他)。液体の水が移動するときには同位体比の変化は生じないと考えられるので、材内の水の移動には、同位体比の変化を伴う過程が存在することを示唆している。水が水蒸気で移動する過程を考えると、同位体比の変化を伴いかつ白線帯に遮られることなく心材へと移動することが説明できる。

無機成分の能動的堆積 → 浸透圧ポテンシャル差

#### 文献

- Ward, J.C.; Pong, W.Y.: Wetwood in trees: a timber resource problem. USDA For. Serv. Gen. Tech. Rep. PNW-112, (1980).
- 平川泰彦, 中田了五, 藤澤義武: スギ造林木の心材含水率の変動. 木材工業, **59**, 159-165(2004)
- Etheridge, D.E.; Morin, L.A.: Wetwood formation in balsam fir heartwood. *Can. J. Bot.*, **40**, 1459-1463 (1962).
- Bauch, J.; Höll, W.; Endeward, R.: Some aspects of wetwood formation in fir. *Holzforschung*, **29**, 198-205 (1975).
- Coutts, M.P.; Rishbeth, J.: The formation of wetwood in grand fir. *Eur. J. For. Pathol.* **7**, 13-22 (1977).
- 石井哲男; 深沢和三: トドマツ水食い材の水分移動に関する研究 - 樹液成分と壁孔閉鎖 -. 北大農学部演習林研究報告. **44**(4), 1277-1305(1987).
- Chapotin et al.: Baobab trees (*Adansonia*) in Madagascar use stored water to flush new leaves but not to support stomatal opening before the rainy season. *New Phytologist*, **169**, 549-559 (2006a).
- Chapotin et al.: Water relations of baobab trees (*Adansonia* spp. L.) during the rainy season: does stem water buffer daily water deficits? *Plant, Cell and Environment*, **29**, 1021-1032(2006b).
- 瀧澤英紀, 速水啓介, 窪田順平, 塚本良則: 蒸散による樹幹の含水率と水ポテンシャルの変動. 日林誌, **78**, 225-230(1996)
- 岡田直紀他: スギ心材中の水分移動-水素同位体による推定. 第53回日本木材学会大会発表要旨集, (2003).

re-fill con. - 大径Vの長さの  
長さ?

⑨ ヤチダモの大径Vの水はどの  
程度狭い?

○ヤチダモの大径Vの水はどの程度狭い? (周囲AP?) の水含有は? → 幼木では観察されなかった  
Vのキャピテーション (凍結による) との関係は?  
re-fillしない - 大径Vの長さが関与?

周囲狭い? → 大径Vの長さの関与? → 大径Vの長さの関与?

(Vの長さ - 凍結による) の関与? → 大径Vの長さの関与?

池田  
小径Vの保水するが通水しないことの意味は?  
=>開葉直前に通水

凍結による? → 大径Vの長さの関与? → 大径Vの長さの関与?

○ シラカバ・オノエヤナギ

○ シラカバ・オノエヤナギ

H-27  
27-27 } re-fill con. (MRI cryo-SEM) → 凍結による結果  
○トドマツ エゾマツ re-fillしない MRI cryo-SEM一致した結果

○ 環孔材 8 spp. the latest growth ring only functional.

散孔材 36 spp. - 早晩材 ext. の多様性

余談は、個体の水分通導と林分 level へのつながり

カシ類は辺材の大部分

○ 染料実験  
環孔材 8 spp. the latest growth ring only functional  
散孔材 36 spp. - 早晩材 ext. の多様性 -- カシ類は辺材の大部分  
余談は、個体の水分通導と林分 level へのつながり