



Title	カバノキ属樹木の外樹皮の解剖学的特徴と力学的性質に関する研究
Author(s)	渋井, 宏美
Citation	北海道大学. 博士(農学) 甲第13155号
Issue Date	2018-03-22
DOI	10.14943/doctoral.k13155
Doc URL	http://hdl.handle.net/2115/77165
Type	theses (doctoral)
File Information	Hiromi_Shibui.pdf



[Instructions for use](#)

カバノキ属樹木の外樹皮の
解剖学的特徴と力学的性質に関する研究

北海道大学 大学院農学院

環境資源学専攻 博士後期課程

渋井 宏美

目次

第1章 緒論	1
1.1 はじめに	1
1.1.1 樹皮の解剖学的特徴と役割	1
1.1.2 外樹皮の外観と周皮形成	3
1.1.3 樹皮の構造変化と肥大成長	3
1.1.4 皮目の解剖学的特徴	4
1.2 これまでの研究とカバノキ属樹木の外樹皮	5
1.2.1 樹皮の組織構造に関する研究	5
1.2.2 カバノキ属樹木の外樹皮	7
1.2.3 樹皮の利用	8
1.2.4 肥大成長とカバノキ属外樹皮の力学的性質	10
1.3 本論文の目的	10
第2章 カバノキ属の樹皮の組織構造	13
2.1 緒言	13
2.2 実験方法	14
2.2.1 供試材料	14
2.2.2 光学顕微鏡観察	15
2.2.3 透過型電子顕微鏡 (TEM) 観察	15
2.2.4 細胞径および皮目径の測定	16
2.3 結果	18
2.3.1 外樹皮の組織構造	18
2.3.1.1 ウダイカンバ、シラカンバ、ダケカンバの組織構造	18
2.3.1.2 ヤエガワカンバの組織構造	20
2.3.2 年齢が明らかな枝の光学顕微鏡観察	22
2.3.3 ウダイカンバのコルク組織の TEM 観察	23

2.3.4	外樹皮構成細胞の細胞径および細胞数	24
2.4	考察	26
2.4.1	外樹皮の組織構造	26
2.4.2	皮目の組織構造	28
2.4.3	コルク組織の形成	30
2.4.4	コルク細胞の微細構造	31
2.4.5	TEM 観察用超薄切片の染色方法について	32
第3章	カバノキ属外樹皮の形成機構	80
3.1	緒言	80
3.2	実験方法	82
3.2.1	研究試料	82
3.2.2	光学顕微鏡観察	82
3.2.3	透過型電子顕微鏡 (TEM) 観察	82
3.3	結果	84
3.3.1	1月毎に採取した枝の予備的調査 (2014年5月~10月)	84
3.3.2	1~2週間毎に採取した枝の本調査 (2015年4月中旬~8月上旬)	84
3.3.3	皮目の形成	86
3.4	考察	88
3.4.1	コルク組織の形成過程	88
3.4.2	コルク形成層の起源と分化後の過程	88
3.4.3	コルク形成層活動の季節変化	90
第4章	カバノキ属外樹皮の力学的性質	109
4.1	緒言	109
4.2	実験方法	111
4.2.1	材料	111
4.2.2	外樹皮の水平方向引張試験	111

4.2.3	走査型電子顕微鏡によるフラクトグラフィー	113
4.2.4	光学顕微鏡観察	114
4.2.5	ウダイカンバの外樹皮の細胞サイズおよび試料の厚さの計測	114
4.2.6	立木の幹表面における外樹皮の解放ひずみ試験	114
4.2.7	外樹皮の応力緩和試験	115
4.3	結果	116
4.3.1	水平方向引張に対する変形・破壊挙動	116
4.3.2	フラクトグラフィー	117
4.3.3	ウダイカンバの外樹皮の光学顕微鏡観察	119
4.3.4	ウダイカンバの外樹皮の細胞サイズおよび層の厚さ	119
4.3.5	外樹皮の解放ひずみ	120
4.3.6	外樹皮の応力緩和	120
4.4	考察	121
4.4.1	カバノキ属外樹皮の力学的性質	121
4.4.2	外樹皮の構造と破壊への影響	123
4.4.3	外樹皮にはたらく接線方向の成長応力とその緩和	125
第5章	総合考察	153
5.1	カバノキのコルク組織が平滑さを維持するメカニズム	153
5.2	機能発揮のための皮目の構造とサイズの最適化	154
5.3	コルク形成層活動の特異性とその生理的な意義	155
	謝辞	157
	引用文献	158

1章 緒論

1.1 はじめに

1.1.1 樹皮の解剖学的特徴と役割

樹皮は、樹木の幹や根における維管束形成層から外側のすべての組織と定義され、大きく内樹皮と外樹皮に分けられる(南光 1982, 重松 1985, 吉井 2011, Trockenbrodt 1990, Evert 2006, Mauseth 2009, Evert and Eichhorn 2012, Angyalossy et al. 2016)。樹皮は体積比で幹の 9~15%程度(Harkin and Rowe 1971)と小さい領域であるが、環状剥皮による枯死(野下ら 1999, 國崎と小泉 2008)や、外樹皮剥皮による剥皮後の幹表面からの水分損失(Correia et al. 1992)と、それに伴う葉の気孔の閉鎖(Santos 1940)、枯死および樹勢の低下(陣内と海上 1959)が見られるように、樹皮は樹木の生存に不可欠の重要な組織である。内樹皮では同化物質の運搬や貯蔵が行われ、外樹皮は内部生活組織と外部環境との間の通気を確保しつつ樹体の保護を担っている。

内樹皮は、主に維管束形成層から分化する師部と、頂端分裂組織に由来する皮層で構成される(南光 1982, 重松 1985, 吉井 2011, Evert 2006)。師部は、同化物質の転流に関わる師要素、同化物質の貯蔵や水平方向の移動に関わる師部柔細胞や師部放射柔細胞、強靭性を付与する厚壁の師部繊維やスクレイドから成る(南光 1982, 重松 1985, 吉井 2011, Evert 2006, Mauseth 2009, Evert and Eichhorn 2012, Angyalossy et al. 2016)。師要素は針葉樹では師細胞、広葉樹では師管要素が形成され、師管要素は伴細胞と複合体を成し、軸方向に連なって師管を構成する(南光 1982, 重松 1985, 吉井 2011, Evert 2006, Angyalossy et al. 2016)。皮層は一次組織であるが、樹種によっては長期間存在し続ける(Angyalossy et al. 2016)。

外樹皮は、最も内側の周皮(periderm)から外側の組織と定義される(重松 1985, 吉井 2011, Trockenbrodt 1990, Evert 2006, Angyalossy et al. 2016)。幹の最外層に位置する外樹皮は、浸水、乾燥、火災などの物理的ストレスや、病原体の侵入や被食などの生物学的ストレスから樹体を保護している(重松 1985, Correia et al. 1992, 吉井 2011, Lawes et al. 2011, Angyalossy et al. 2016)。周皮は、樹皮組織中に二次的に分化したコルク形成層(phellogen)、およびコルク形成層が外側に産生するコルク組織(phellem)と、内側に形

成するコルク皮層(phelloderm)の3層構造をもつ組織である(Fig. 1-1)(南光 1982, 重松 1985, 吉井2011, Trockenbrodt 1990, Waisel 1995, Evert 2006, Mauseth 2009, Evert and Eichhorn 2012, Angyalossy et al. 2016)。

これまで多くの文献で、内樹皮は生活組織であり、外樹皮は死滅組織であると述べられてきた(重松 1985, 吉井 2011, Evert 2006, Mauseth 2009, Evert and Eichhorn 2012)。最内の周皮において、コルク組織は死滅組織であり、コルク形成層とコルク皮層は生活組織である。このため、後者の2つの組織は内樹皮に含まれると述べる文献もあり(重松 1985, 吉井 2011, Evert 2006)、一部の教科書には、外樹皮とは最も内側のコルク形成層の外側の組織と定義されている(Mauseth 2009, Evert and Eichhorn 2012)。しかしながら、周皮という一つの組織の中で生活組織と死滅組織の境界が存在する点で、組織の生死による内樹皮・外樹皮の分け方は煩雑でわかりづらい。現時点で最新の、樹皮の解剖学的用語についてAngyalossy et al. (2016)がまとめた書籍では、最内の周皮を含む外側の組織を外樹皮と定義し、外樹皮にはコルク形成層とコルク皮層の生活組織も含まれると記載されている。本論文では、Angyalossy et al. (2016)の定義に倣うこととする。

コルク組織は、主にスベリン化した細胞壁を持つコルク細胞から成り、液体や気体を通しにくい性質を持つ(南光 1982, 重松 1985, Schönherr & Ziegler 1980, Trockenbrodt 1990, Waisel 1995, Groh et al. 2002, Evert 2006, Mauseth 2009, 吉井 2011, Evert and Eichhorn 2012, Angyalossy et al. 2016)。一部の樹種のコルク組織では、スベリン化した細胞壁をもたないフェロイド細胞(phelloid)と呼ばれる細胞も存在する(吉井 2011, Evert 2006, Angyalossy et al. 2016)。コルク皮層は、師部の皮層柔細胞に非常に似た細胞から成り、同じコルク形成層細胞から分化したコルク皮層細胞とコルク細胞は同一の放射列を成す(Evert 2006, Evert and Eichhorn 2012)。維管束形成層とは対照的に、コルク形成層は、内側に形成するコルク皮層細胞数よりも、外側に形成するコルク細胞数の方が多い(Brown 1971, Evert 2006, Mauseth 2009, Evert and Eichhorn 2012)。傷害を受けた時には、傷を塞ぐために傷のすぐ内側に周皮が形成されるが、このような周皮は傷害周皮(wound periderm)と呼ぶ(Thomson et al. 1995, Evert 2006)。また、周皮には皮目と呼ばれる通気組織が存在する(重松 1985, 吉井2011, Trockenbrodt

1990, Waisel 1995, Langenfeld-Heyer 1997, Evert 2006, Mauseth 2009, Evert and Eichhorn 2012, Angyalossy et al. 2016)。

1.1.2 外樹皮の外観と周皮形成

外樹皮の外観は樹種や成長段階によって多様であるが、これはコルク形成層の寿命の違いによる周皮形成の仕方の違いに起因するところが多い(重松 1985, 吉井 2011, Evert 2006, Mauseth 2009, Evert and Eichhorn 2012)。最初の周皮は、皮層の外層部に幹を一周連続して形成される。その後、コルク形成層の寿命が短い樹種では、最初に形成された周皮の内側に新たにコルク形成層が分化し、皮層や師部の一部をとり込みながら、一般には幹を一周せず非連続的な周皮が順次内側に発達することで、死滅した皮層、師部、周皮から成る外樹皮(リチドーム, rhytidome)を形成する(重松 1985, 吉井 2011, Evert 2006)。このタイプの周皮形成を行う樹種の中でも、周皮によって隔離された組織の量や、含まれる細胞の性質(師部繊維やスクレレイドのような厚壁細胞か、柔細胞などの薄壁の細胞かなど)によって外樹皮の外観は変化する(Romberger et al. 1993, Evert 2006, Mauseth 2009)。一方、コルク形成層の寿命が長い樹種では、最初に形成された幹を一周するコルク形成層が長期間にわたり分裂を続ける(重松 1985, 吉井 2011, Evert 2006)。このような樹種は内側に新しいコルク形成層が順次形成されないため、リチドームは形成されない(Evert 2006)。このタイプの多くは平滑な外樹皮を形成する(カバノキ属, ブナ属, モミ属, クマシデ属)(Evert 2006, Brown 1971)が、分厚いコルク組織に縦裂が生じるコルクガンシ(*Quercus suber*)(Pereira 2007)や cork bark fir と呼ばれる *Abies lasiocarpa* var. *arizonica* (Mogensen 1968)のような例も存在する。

1.1.3 樹皮の構造変化と肥大成長

樹皮には薄壁の柔細胞や厚壁の師部繊維やスクレレイド、コルク細胞といった性質の異なる細胞が混在する上、形成後にそれら各種の細胞で構成される組織には様々な二次的構造変化が起こる(南光 1982, Evert 2006, Evert and Eichhorn 2012)。二次的構造変化の例として、機能しなくなった師管がつぶれて壊れることや、師部放射柔細胞が二次的に分裂したり、細胞自体が大きくなったりすることで接線方向に拡幅成長すること

(Evert 2006, Evert and Eichhorn 2012), さらに側部分裂組織であるコルク形成層が周皮を新たに形成することなどが挙げられる(例えば, Trockenbrodt 1990, Evert 2006, Mauseth 2009, Evert and Eichhorn 2012, Angyalossy et al. 2016)。細胞の配列変化や新生を伴うほどの組織再編が起きることから, 樹皮の組織構造は木部よりも複雑であると言える。

樹幹では, 維管束形成層活動による肥大成長によって, 樹皮が接線方向に引張られる。内樹皮では, 拡幅成長やスクレイドの形成などの二次的な細胞の分裂により容積を増やすことで, 樹皮が裂けるのに抗することができる。一方で, すでに死滅した外樹皮は細胞の新生による補充が効かないため, 肥大成長に起因する接線方向の引張応力の影響を内樹皮よりも直接的に受けやすいと言える。リチドームを形成する樹種の多くは, 肥大成長に起因する接線方向の引張応力により, 外樹皮が縦に割れるが, 次々と新たな周皮が内側に形成されるため内樹皮から内側の組織が露出することはない。それに対してリチドームを形成しない, 幹を一周連続したコルク形成層が長期間にわたり外側にコルク組織を形成する樹種においては, ブナ属など一見表面が平滑なものは, 表面のコルク組織が風雨にさらされて風化し, 微小な薄片あるいは粉末状となって脱離する(Romberger et al 1993)。コルクガシのような外樹皮が平滑でなく縦裂するものでは, コルク細胞の形成が盛んで, 毎年厚いコルク組織を形成する(Pereira 2007)。樹皮の構造, 形成, 二次的変化について解明することは, 樹木がどのようにして生理活動と樹体保護を維持しながら長い年月を生き続け, 人間にとっても有用な大きな樹体を形成するのか, そのしくみを理解する上で重要な項目の一つである。

1.1.4 皮目の解剖学的特徴

通気組織である皮目は, 細胞間隙に富んだ構造を有する(重松 1985, 吉井 2011, Trockenbrodt 1990, Langenfeld-Heyer 1997, Evert 2006, Mauseth 2009, Evert and Eichhorn 2012, Angyalossy et al. 2016)。その細胞間隙は内樹皮につながっており, 内部の生活組織に適度な通気をはかっている(Langenfeld-Heyer 1997, Groh et al. 2002, Evert 2006, Mauseth 2009, Evert and Eichhorn 2012, Angyalossy et al. 2016)。皮目の分布はカバノキ属樹種のように水平方向に細長く連なるものもあれば, 外樹皮に縦割れが生じる樹

種では、割れの底部に沿って集中するものもある(Slivastava 1964, Evert 2006 Mauseth 2009, Evert and Eichhorn 2012)。リチドームを形成する樹種では、外樹皮の発達とともに皮目が目立たなくなる(重松 1985, 吉井 2011, Slivastava 1964, Romberger et al. 1993, Evert 2006, Mauseth 2009)。

皮目のコルク形成層は通常の周皮のそれと連続するが、内側に湾曲する(Langefeld-Heyer 1997, Evert 2006, Angyalossy et al. 2016)。皮目ではコルク形成層の細胞分裂が他よりも活発である(重松 1985, 吉井 2011, Evert 2006, Mauseth 2009)。

皮目の構造は、大きく3つのタイプに分かれる(Evert 2006, Angyalossy et al. 2016)。1つ目のタイプは、最もシンプルな構造で、スベリン化した細胞で構成される filling tissue を有し、ユリノキ属、モクレン属、リンゴ属、ワニナシ属(*Persea*)、ヤマナラシ属、ナシ属、ヤナギ属で見られるものである。2つ目のタイプは、成長期の初めから終わりにかけて形成される緩く配列(loosely arranged)したスベリン化していない細胞と、成長期の終わりに形成される密に配列(compactly arranged)したスベリン化した細胞で構成される filling tissue を有し、トネリコ属、コナラ属、シナノキ属で見られるものである(Evert 2006, Angyalossy et al. 2016)。3つ目のタイプは、緩く配列したスベリン化していない細胞で構成される filling tissue と、密に配列したスベリン化した細胞で構成される closing layer が交互に層構造を形成するもので、カバノキ属、ブナ属、サクラ属、ハリエンジュ属で見られるものである(Evert 2006, Angyalossy et al. 2016)。

皮目は細胞間隙が多いため、皮目以外の周皮よりも液体や気体をよく通す(Schönherr & Ziegler 1980, Groh et al. 2002)。この機能は通気組織としては優れているが、保護組織としては病原体の侵入経路になりやすい(Bernhard 1961)など、欠点であると言える。

1.2 これまでの研究とカバノキ属樹木の外樹皮

1.2.1 樹皮の組織構造に関する研究

細胞が世界で初めて記載されたのは、Robert Hooke の自作の顕微鏡を用いたコルクガシのコルク組織の観察記録である(Hooke 1665)。このような歴史的経緯にも拘わらず、コルク組織をはじめとする樹皮の組織に関する解剖学的研究の報告は木材として利用価値の高い木部に比べて少ない。そのうち解剖学的に多樹種について記載した大著として、欧

州の針葉樹 6 種と低木を含む広葉樹 53 種の樹皮の組織構造について記載した Holdheide (1951)の報告, 155 種のユーカリ属の外樹皮のタイプや樹皮を構成する各組織の特徴について記述した Chattaway (1953)の報告, 北米の針葉樹 8 種と広葉樹 49 種の樹皮の組織構造と内樹皮組織の解織試料の特徴についてまとめた Chang (1954a)の著書, 北米の針葉樹 57 種の樹皮の組織構造について記した Chang (1954b)の著書, マレーシアのフタバガキ科 103 種とヨーロッパパナ, ヨーロッパナラ, ヨーロッパグリの外樹皮パターンや樹皮の構造について記録した Whitmore (1961, 1963)の報告, 北米の広葉樹 13 種の樹皮の組織構造について記載した Nanko and Côté (1980)の報告がある。

日本における樹皮の解剖学的研究は少ないが, 以下の報告がある。重松 (1958)は, スギ, アカマツ, ヤマザクラの樹皮の組織構造を地上高別に調べた結果を報告している。それによると, リチドームを形成するスギとアカマツでは, 内樹皮の厚さが一定以上に肥厚すると内樹皮組織内に新たにコルク形成層が発生し, 新しい周皮が形成された。ヤマザクラでは外樹皮は周皮のみであり, コルク組織は内, 中, 外層の 3 層に区分でき, 内層は白色で完全な細胞形態を示し, 中層は褐色で細胞が押しつぶされ, 外層は黒褐色で細胞はさらに押しつぶされて個々の細胞の輪郭が全く認められない状態であった(重松 1958)。また, 単維管束亜属, 複維管束亜属を含むマツ属 15 種の内樹皮における師管, 師部柔細胞, 師部放射柔細胞, コルク皮層の配列様式や形状と, 周皮形成により外樹皮に取り込まれた部分における師管, 師部柔細胞, コルク組織の配列様式による樹種識別を試みたところ, 一部の樹種を除き, ある程度の識別が可能であった(重松 1959)。重松(1960)はスギの横断面において, 師管が形成層付近から外樹皮付近に移るにつれて放射方向につぶれるが, 師部柔細胞は逆に放射方向, 接線方向に膨らむ様子, 周皮のコルク細胞は薄壁である様子, 周皮に取り込まれると師管と師部柔細胞の見分けがつかなくなる様子について報告した。内樹皮のみを扱ったものでは, 成長期におけるトドマツの内樹皮の発達過程(島地 1964), ハリギリの二次師部の発達過程(今川ら 1973), ポプラ(*Populus euramericana*)の二次師部の組織構造(南光ら 1974)について報告されている。さらに, ポプラ(*P. euramericana*) (Nanko et al. 1977, 1978, 1982)およびヤマザクラ(*Prunus jamasakura*) (Nanko et al. 1979)の二次師部の師部繊維やスクレレイドの発達や壁構造についても詳しく調べられている。

内樹皮を扱った解剖学的研究は比較的多いものの, 外樹皮を主として扱った報告は少

ない。しかしながら、例外として経済的価値が高いコルクガシ(*Quercus suber*)のコルク組織については解剖学的研究の報告例が比較的多い(Leite and Pereira 2017)。コルクガシでは、コルク細胞が整然と放射列を成し、軸方向及び接線方向には不整に配列し、接線断面形は多角形を呈する(Pereira et al. 1987, Graça and Pereira 2004, Pereira 2007)。コルク形成層は幹を一周して年輪構造を形成し、分厚いコルク組織を発達させる(Pereira et al. 1987, Graça and Pereira 2004, Pereira 2007)。その年輪構造は針葉樹の早晚材と類似し、薄壁で放射径の大きいコルク細胞から成る early cork, 比較的壁が厚く、放射径の小さいコルク細胞から成る late cork に分けられる(Pereira 2007)。

外樹皮の組織構造や発達については、観賞的価値のある小枝に生じる翼(winged cork)の発達について、*Acer campestre* (Smithson 1952), *Ulmus × hollandica* (Smithson 1954), *Euonymus alatus* (Bowen 1963)で調べた報告例が複数見られる。*E. alatus* では表皮で囲まれた当年生枝の幹にコルク形成層が局所的に軸方向に連続して表皮下から分化することで翼が形成される(Bowen 1963)が、*A. campestre* と *Ulmus × hollandica* では翼は肥大成長によって接線方向に働く引張の力により周皮が裂けることで形成される(Smithson 1952, 1954)。また、*E. alatus* は2~3年生になるまでの間は翼以外の場所は表皮と厚く発達したクチクラに囲まれ、その後翼以外の場所にもコルク形成層が分化し、翼が埋もれていく形で翼以外の場所のコルク組織が発達していた(Bowen 1963)。

また、限られた樹種で外樹皮の組織構造や発達過程について調べられている。外樹皮の組織構造については、*Quercus cerris* L. var. *cerris* (Şen et al. 2011), *Q. faginea* (Quilho et al. 2013)の報告などがある。外樹皮の発達過程については、レモン(Schneider 1955), cork bark fir と呼ばれる *A. lasiocarpa* var. *arizonica* (Mogensen 1968), *Acacia raddiana* Savi (Arzee et al. 1970), *Ceratonia silqua* L. (Arzee et al. 1977), *Eucalyptus marginata* (O’Gara et al. 2009), フユナラ(*Q. petraea*) (Gričar et al. 2015)の報告などがある。

1.2.2 カバノキ属樹木の外樹皮

カバノキ属は北半球の温帯、亜寒帯に約 40 種が分布する植物群で、いずれも落葉広葉樹である(大井 1975, Shaw et al. 2014)。カバノキ属樹木の多くは白く平滑な外樹皮と線

形皮目を持ち、外樹皮が水平方向に薄く剥がれるという特徴を有する。皮目以外の平滑な部分の周皮を皮目と区別して呼び分ける場合、単に“periderm”または“normal periderm”と記している論文があるが(Schönherr and Ziegler 1980)、筆者の知る限り確立した専門用語はない。本論文では皮目以外の平滑な部分を“平滑部”と呼ぶ。

カバノキ属樹種の外樹皮の構造と透過性については、これまでに *Betula alleghaniensis*, *B. papyrifera* (Chang 1954a), *B. pendula* (Holdheide 1951, Schönherr and Ziegler 1980, Bhat 1982), *B. pubescens* (Bhat 1982)で報告されている。それらの報告によると、カバノキ属のコルク組織の平滑部では、薄壁の細胞層と厚壁の細胞層が交互に層構造を成し(Holdheide 1951, Chang 1954a, Schönherr and Ziegler 1980, Bhat 1982, Evert 2006)、両タイプの構成細胞とも接線方向に細長い(Holdheide 1951, Chang 1954a, Schönherr and Ziegler 1980, Bhat 1982)。皮目では、接線断面形が楕円形ないし多角形の細胞で構成され、厚壁の細胞層には細胞間隙が多く見られる(Schönherr and Ziegler 1980)。*B. pendula* (Schönherr and Ziegler 1980)と *B. potaninii* (Groh et al. 2002)の外樹皮の透過性を調べた研究では、皮目を含む外樹皮片は、平滑部のみの外樹皮片よりも液体や気体の透過性が著しく高いという結果が得られている。平滑部の2タイプの細胞のうち、薄壁の細胞においては、樹種によってその放射径に違いが見られ、*B. papyrifera*ではその細胞壁に明瞭な筋状痕が見られる(Chang 1954a)。コルク組織の層構造は、コルク形成層の季節的な活動により形成されると記述している報告がある(Holdheide 1951, Chang 1954a)が、その周期や形成過程を実証的に調べた研究の報告例は見当たらない。

1.2.3 樹皮の利用

この項では樹皮の利用史を概説するが、引用する文献における植物学的内容については厳密さを欠いている点も見受けられるため、植物名(慣用名)は原文のまま記述する。樹皮は国内外で古くから利用されており(Adney and Chapelle 1964, 名久井 1993, 1999, 武田 2006, 井上 2012, 洲澤 2014)、日本ではその利用の痕跡は縄文時代にまでさかのぼる(名久井 1993, 1999, 武田 2006)。日本における樹皮の主な利用例としては、樹皮に含まれる繊維を用いるものと、樹皮または外樹皮そのものを用いるものがある。繊維を用いる例では、コウゾなどの師部繊維が和紙や紙幣に、シナノキ、ニレ類、フジ、クズの繊維が衣

料などに利用されてきた(名久井 1999)。樹皮または外樹皮そのものを用いる例では、ヒバ、アオダモ、ケヤキ、ヤマブドウ、ウリハダカエデ、オニグルミ、ホオノキの樹皮は、縄や籠などに、ヤマザクラの外樹皮は樺細工に、シラカンバ、ダケカンバの樹皮は屋根ふきに用いられてきた(名久井 1999)。このほかにも調味料や生薬として様々な樹種の樹皮が利用されてきた(名久井 1999)。モンゴルや中国の新疆ウイグル自治区や内モンゴル自治区では、太古の昔から、30~40年ほど前まで、防水性、防湿性、保温性、柔軟性に優れた当地の白樺の樹皮が実生活で盛んに用いられ、特に大~小の容器(大は衣服入れ、中は食品入れ、小は縫い針入れなど)を作るのに多用されたという(井上 2012)。北米では先住民が Paper birch(*B. papyrifera*)をカヌー作りに利用したことが知られ(Adney and Chapelle 1964, 洲澤 2014)、水に強く、しなやかで加工しやすい外樹皮は船殻材として、内樹皮は装飾材として使い分けていた(Adney and Chapelle 1964)。Paper birch の樹皮が手に入らない場合は、トウヒ (*Picea* spp.), ニレ (*Ulmus* spp.), クリ (*Castanea dentata*), ヒッコリー (*Carya* spp.), シナノキ (*Tilia* spp.), ポプラ (*Populus* spp.)などの樹皮もカヌー作りに利用した(Adney and Chapelle 1964)。

遺跡では様々な種類の樹皮が出土しているものの、その多くは劣化が進んだ断片の状態ではしか発見されない(名久井 1999)。一方で防腐能のあるシラカンバの外樹皮は劣化や断片化がそれほど進まない状態で発見されることが多く、しかも多数発見されるため報告例が多い(名久井 1999, 武田 2006)。日本では北海道の北見市の常呂川河口遺跡(北海道常呂町教育委員会 1996, 宇田川 2003, 武田 2006), トコロチャシ跡遺跡七号竪穴(武田 2006), 枝幸町ウバトマナイ遺跡(武田 2006), 羅臼町相泊遺跡(武田 2006)で、屋根材や壁材に用いられたと考えられるシラカバの外樹皮が多数出土している(武田 2006)。また、モンゴルのハルボバ遺跡, タヴァグチーン・オラーン遺跡, 中国新疆ウイグル自治区西北部の通称「ジュンガル古城」では、モンゴル文字が書きつけられた白樺の樹皮が発見されている(井上 2012)。イタリアとオーストリアの国境に位置する Ötztal 山地の氷河で発見されたミイラ(アイスマン)は、birch の樹皮でつくられた器を所持していた(Oeggl 2009)。カバノキ属樹種の外樹皮を容器や屋根・壁に用いたり、書き記す紙の代わりに用いたりする文化は、日本, モンゴル, 中国, 北米の他に北インド, チベット, 朝鮮半島, ロシアやスカンジナビア半島にもあり(井上 2012), 少なくともカバノキ属樹種の外樹皮が、その物理的性質を生か

し、広範囲の地域にわたって古くから選択され、利用されてきたことがわかる。

1.2.4 肥大成長とカバノキ属外樹皮の力学的性質

カバノキ属樹木のほとんどは平滑な外樹皮をもち、最初の数十年は、あるいは一生を通じてリチドームが形成されない(Romberger et al. 1993, Evert 2006)。カバノキ属の外樹皮は、単一の周皮である。ということは、外樹皮が破損したときに、中の生活組織が露出しやすい。しかし実際のカバノキ属樹木の外樹皮は肥大成長を続けてきた太い幹でも平滑で、縦に裂け目が入ることもない。樹皮が平滑であることの利点については、外樹皮表面のテクスチャが植食昆虫に対する抵抗性に及ぼす影響について調べた報告があり、同一の幹に外樹皮が平滑な部分と粗な部分を有する *Pinus flexilis* において、平滑な部分の方が粗な部分よりもキクイムシ(害虫)が表面につかまりづらく食害を受けにくかったと述べている(Ferrenberg and Mitton 2014)。このことから、平滑な外樹皮では、表面に害虫や病原体の温床となるようなごみなどが付着しづらいと考えられる。カバノキ属樹木の外樹皮はしなやかで柔軟性に優れることが利用の経験から明らかであるが、そのような特性に関連する物性を実測した研究報告例はなく、肥大成長しても平滑な状態の外樹皮を維持できるメカニズムについてはほとんどわかっていない。

名久井(1993)は、実際に力学的な試験等を行っていないものの、サクラの外樹皮が接線方向の引張応力に対しては極めて強靱だが、軸方向にかかる力に対しては非常に弱いことについて述べている。中国北部産のヤマザクラ(*Prunus serrula*)の外樹皮を用いた接線方向と軸方向の引張試験では、そのことを裏付ける結果が得られている(Xu et al. 1997, 1998)。樹皮の力学的性質については、他にコルクガシの外樹皮(Rosa and Fortes 1991)、北米の針葉樹7種、広葉樹12種(Martin and Crist 1968)、*Ficus benjamina* (Bauer and Speck 2012)の内樹皮を含む樹皮に関して接線方向や軸方向の引張に対する力学的性質が報告されているが、前述の通り、カバノキ属樹種の外樹皮の力学的性質については調べられていない。

1.3 本論文の目的

上述の通り、カバノキ属樹木の外樹皮の解剖学的性質に関する報告は、欧州産あるいは北米産のカバノキを対象としたものに限られ、日本に分布するカバノキ属樹木の外樹皮の

組織構造については詳しい報告はない。またそれらの欧米の報告は、ほとんどが基本構造に関する報告であり(Holdheide 1951, Chang 1954a, Schönherr and Ziegler 1980, Bhat 1982), 外樹皮の形成過程に関する知見は非常に少ない(Sanio 1860)。また, 多くのカバノキ属樹木が平滑な外樹皮を有する中で, ヤエガワカンバは「八重皮」の名のとおり縦横に亀裂ができ(倉田 1968, 寺崎 1977), 平滑部の紙状の外樹皮はよく捲れ上がり剥がれる(倉田 1968, 寺崎 1977, Mcallister 2013)。ヤエガワカンバのような外樹皮をもつカバノキ属樹種には他に River birch(*B. nigra*)がある(Mcallister 2013)が, このタイプの亀裂を伴う外樹皮を発達させるカバノキ属樹種の樹皮の基本構造は調べられていない。

カバノキ属の多くの樹種において, 肥大成長により幹枝に接線方向の引張応力が生じるにも拘わらず, どのようにして外樹皮の平滑さが維持されるのかは, これまで明らかにされていない。同時に, ヤエガワカンバのような亀裂を生じる外樹皮では, 平滑さを維持するタイプの外樹皮とは何が相違するのかも不明である。そのようなカバノキ類の外樹皮の特徴は, 力学的性質の反映であると考えられるが, カバノキ属の外樹皮の力学的な性質に関する研究報告例がないことは前述(本章の 1.2.4 節)した通りである。

そこで本研究では, 第一に北海道産カバノキ属 4 種の解剖学的性質を調べた(第 2 章)。第二に, 長年にわたり平滑な状態を維持する特徴的な外樹皮をもつカバノキ属樹木について, 季節的な形成過程を調べた(第 3 章)。第三に, カバノキ属樹木の外樹皮の外見的な特徴が出現~維持されるしくみを明らかにするために 4 種のコルク組織の力学的性質を調べた。

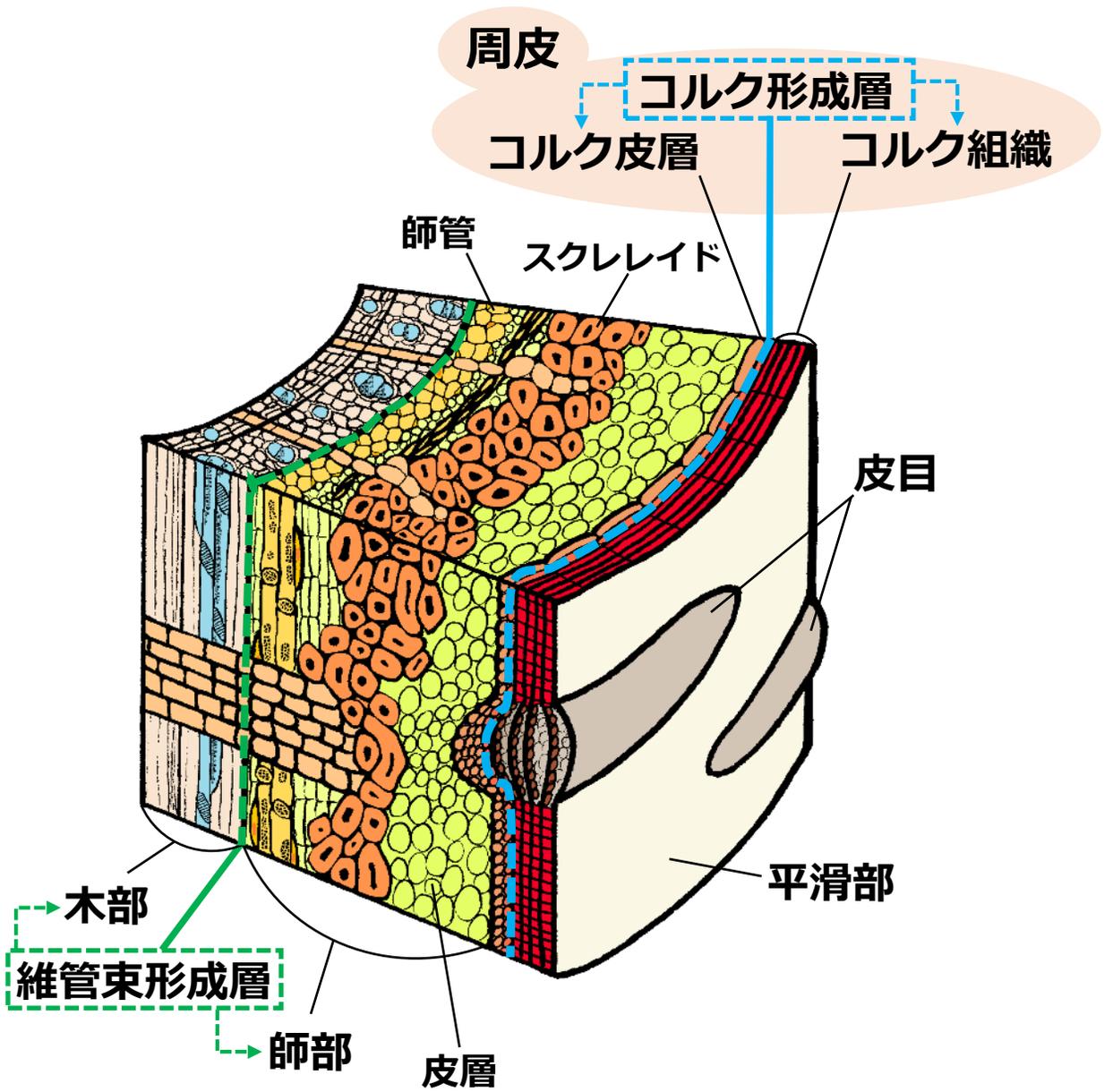


Fig. 1-1 カバノキ属樹木の樹皮の模式図

第2章 カバノキ属の樹皮の組織構造

2.1 緒言

カバノキ属樹種では、若い枝で現れる最初のコルク形成層が幹を完全に一周し、その分裂能力は何十年も、または生涯にわたって維持され、成長期ごとに毎回新しいコルク組織とコルク皮層を単一の周皮に追加する形で形成する(Evert 2006)。カバノキ属のコルク組織は、平滑部では接線方向に長いコルク細胞から成り、壁厚の異なる細胞層が交互に重なる構造を有する(Holdheide 1951, Chang 1954a, Schönherr and Ziegler 1980, Bhat 1982)。皮目においても平滑部と同様に2種類の層が交互に重なる構造をもち、また細胞間隙を有する(Schönherr and Ziegler 1980, Bhat 1982)ことが報告されている。平滑部のコルク組織は水や空気をほとんど通さない(Groh et al. 2002)ため、樹幹における呼吸は皮目を通して行われる。皮目の占める割合は、*B. pendula*では外樹皮表面積の3%(Schönherr & Ziegler 1980)、*B. potaninii*では10%(Groh et al. 2002)程度であった。また、Groh et al. (2002)は*B. potaninii*のコルク組織について、平滑部と皮目における水と酸素の通りやすさについて、皮目は平滑部の40倍の通水性、1000倍の通気性を有すると述べている。

これまでのカバノキ属外樹皮の組織構造に関する報告は、欧米のカバノキ属樹種に関するものに限られ、日本産のカバノキ属樹種に関する樹皮の解剖学的な研究報告はまだない。そこで、本研究ではまず北海道に生育する主要なカバノキ属樹種である、ウダイカンバ(*Betula maximowicziana*)、シラカンバ(*B. platyphylla* var. *japonica*)、ダケカンバ(*B. ermanii*)と、外樹皮に縦横の亀裂が入り、平滑部が捲れあがって剥がれる(倉田 1968, 寺崎 1977, Mcallister 2013)点で他のカバノキ属樹種とは外樹皮の外観が異なるヤエガワカンバ(*B. davurica*)の外樹皮の組織構造を詳細に調べた。なお、本章の一部については、専門誌にて報告済みである(Shibui and Sano, in press)。

2.2 実験方法

2.2.1 供試材料

ウダイカンバ(*B. maximowicziana* Regel), シラカンバ(*B. platyphylla* Sukaczew var. *japonica* (Miq.) H. Hara), ダケカンバ(*B. ermanii* Cham.), ヤエガワカンバ(*B. davurica* Pall.)の4樹種を用いた。学名は、植物和名-学名インデックス YList(米倉, 梶田)による。供試木の概略を Table 2-1 に示した。

幹の試料は、成木の幹の胸高部から、鑿とカッター、プラスチックハンマーを用いて形成層と木部を含む樹皮のブロック(軸方向径×接線方向の長さ×放射径=約10×5×2 cm)を採取した。枝の試料は高枝切りはさみあるいは枝切りはさみで採取した。ウダイカンバおよびダケカンバの幹の樹皮は、採取後30%エタノール中に保存し、シラカンバ、ヤエガワカンバの幹の樹皮およびダケカンバ以外の3樹種の枝については、3%グルタルアルデヒドリン酸バッファー(pH 7.17)溶液にて固定し、蒸留水で1時間×3~4回水洗した後に30%エタノール中に保存した。

Table 2-1 供試材料の詳細

樹種	DBH(cm)	採取部位(試料番号)	採取地	採取日
ウダイカンバ	25	幹胸高部①	苫小牧	2012年10月31日
	20	幹胸高部(外樹皮のみ)②	天塩	2016年7月27日
	30	5年生枝③, 当年生枝④	札幌	2013年10月31日③, 2015年8月5日④
シラカンバ	31	幹胸高部⑤	苫小牧	2013年6月21日
	30.5	5年生枝⑥	札幌	2013年10月31日
ダケカンバ	26	幹胸高部⑦	天塩	2016年7月27日
ヤエガワカンバ	14	幹胸高部⑧, 5年生枝⑨	足寄	2015年5月15日

苫小牧：北海道大学北方生物圏フィールド科学センター苫小牧研究林，天塩：同天塩研究林，札幌：同札幌研究林，足寄：九州大学農学部附属北海道演習林。

2.2.2 光学顕微鏡観察

顕微鏡試料作製および観察

試料は、Table 2-1の試料番号④以外を用いた。得られた試料より、ノコギリおよびカミソリを用いて、軸方向×放射方向×接線方向にそれぞれ約 $3 \times 3 \times 2 \sim 5 \text{ mm}^3$ の大きさにトリミングした。枝の試料については、各枝齢の節間の基部の試料を用いたが、5年生節間については節間の途中から採取したため、基部よりも上部を用いた。試料は30, 50, 70, 90, 100%×3のエタノールに各1~2時間漬けて段階的に脱水後、エタノール:n-ブチルグリシジルエーテル(QY-1, 日新 EM)=1:1溶液に1.5時間浸漬し、100%QY-1に1.5-2時間浸漬を4回行った。EPON812樹脂(EPON812, Taab Laboratories Equipment):ドデセニルコハク酸無水物(DDSA: Wako Pure Chemical Industries):メチル-5-ノルボルネン-2,3-ジカルボン酸無水物(MNA: Wako Pure Chemical Industries):2,4,6-トリ(ジメチルアミノメチル)フェノール(DMP-30, Taab Laboratories Equipment)=41:49:9:1の割合で樹脂を調合し、樹脂:QY-1=1:1の混液に小瓶に入れて浸漬し、小瓶を回転台(OKEN ROTATER, Okenshoji)にセットして2.5時間ゆっくりと回転させた。その後、樹脂で1時間リンスした後、樹脂を入れ替えた瓶を回転台にセットし3時間以上かけて樹脂置換した。樹脂置換後、包埋版に試料をセットし、オーブンに入れ、各35°C, 40°Cで一昼夜放置した後、60°Cで5日間放置し、樹脂包埋した。包埋試料はノコギリおよび超音波カッター(SUW30, SUZUKI)を用いてトリミングし、滑走式マイクローム(LS-113, 大和光機)および回転式マイクローム(RM2255, Leica)を用いて1~15 μm 厚の3断面の切片を作製した。切片は0.5%サフランイン水溶液または0.5%トルイジンブルーO水溶液で、切片の厚さに応じて3~5分間染色した後、スライドガラス上で気乾させて封入剤(Bioleit, Okenshoji)で封入し、永久プレパラートを作製した。偏光板つき光学顕微鏡(Axio Imager. A2, Zeiss)を用いて観察し、デジタルカメラ(DS-Fi1, Nikon)で撮影した。

2.2.3 透過型電子顕微鏡(TEM)観察

顕微鏡試料作製および観察

ウダイカンバの試料を用いた(Table 2-1: ①, ③, ④)。片刃カミソリを用いて試料を軸方向×放射方向×接線方向にそれぞれ $2 \times 1 \times 2 \text{ mm}^3$ 程度にトリミングし、2.2.1の光学顕

微鏡観察と同様に樹脂包埋を行った。幹と5年生枝の試料は、Spurr樹脂キット(Sigma-Aldrich)を用い、ERL4221(resin):DER736 (flexibilliser):nonenyl succinic anhydride(NSA, hardener): dimethylaminoethanol (S1, accelerator)=25:15:65:1の配合で調合した。QY-1(日新 EM)置換後、樹脂:QY-1(日新 EM)=1:1の溶液に1日浸漬し、その後樹脂に2回入れ替えて、それぞれ6時間と1日放置して置換させた。樹脂置換した試料は、シリコンの型にセットし、70°Cのオーブンに3日間以上入れて樹脂を硬化させた。当年生枝の試料は、エポキシ樹脂を用い、EPON812樹脂(EPON812):メチル-5-ノルボルネン-2,3-ジカルボン酸無水物(MNA):2,4,6-トリ(ジメチルアミノメチル)フェノール(DMP-30)=52:47:1の配合で作製した。QY-1置換後、樹脂:QY-1=1:1の溶液に3時間浸漬し、その後樹脂に2回入れ替えて、それぞれ2時間と6時間放置して置換させた。樹脂置換した試料は、シリコン製の包埋版にセットし、オーブンに、35°C、45°Cで1日ずつ、60°Cで5日間以上入れて樹脂を硬化させた。樹脂包埋した試料は、回転式マイクローム(RM2255)で作製した切片を用いて観察部位を確認しながら、超音波カッター(SUW30)またはカッターでトリミングした後、ダイヤモンドナイフを設置したウルトラマイクローム(ULTRA CUT N, Reochem-Nissei)で0.08~0.09 μm 厚の切片を作製した。切片は200メッシュの銅製グリッドに乗せ、platinum blue(Inaga et al. 2007, TI Blue, 日新EM)の4倍希釈水溶液で15分染色後、Reynoldsのクエン酸鉛溶液で3分染色した。当年生枝の試料については、この染色方法に加え、比較のために2%(w/v)酢酸ウラニル水溶液で15分染色後、Reynolds (1963)のクエン酸鉛溶液で3分染色した。試料は透過型電子顕微鏡(JEM-2100, JEOL)を用いて加速電圧80kVで観察し、デジタルカメラ(VELETA, OSIS)を用いて写真を撮影した。

2.2.4 細胞径および皮目径の測定

カバノキ属4種の幹の試料(Table 2-1: ②, ⑤, ⑦, ⑧)の Cork 組織各層の厚壁と薄壁の Cork 細胞数, Cork 形成層および Cork 皮層の細胞数, 厚壁の Cork 細胞サイズ(接線方向の長さ, 軸方向径, 放射径), および薄壁の Cork 細胞の放射径を計測した。また, ウダイカンバの枝の試料(Table 2-1: ③)を用いて Cork 細胞径(接線方向の長さ, 放射径)および皮目径と節間の直径を計測した。対物および接眼マイクロメーター, または得

られた光学顕微鏡写真から ImageJ(Rasband 1997-2012)を用いて計測した。細胞径については、計測細胞数 $n=25$ または 50 で計測し、多重比較を行うため Tukey 検定を用いて有意差検定を行った。

2.3 結果

2.3.1 外樹皮の組織構造

2.3.1.1 ウダイカンバ, シラカンバ, ダケカンバの組織構造

ウダイカンバ, シラカンバ, およびダケカンバは類似した外樹皮構造の特徴を有し, ヤエガワカンバは他の3種とはやや異なる構造的特徴を有していた。以下に各樹種の外樹皮の構造的特徴を記す。

・ウダイカンバ

コルク組織は, コルク皮層よりも放射方向の幅が広がった(Photo 2-1a, 2-2a)。光学顕微鏡観察ではコルク形成層とコルク皮層の見分けは困難であったため, コルク皮層の最外に位置し, コルク組織と接する細胞をコルク形成層細胞とみなした(Photo 2-1a, 2-2a)。周皮の大半を占めるコルク組織では, 横断面, 放射断面ともに成長輪様の周期的な多層構造が認められた(Photo 2-1, 2-2)。多層構造は, 薄壁のコルク細胞層と厚壁のコルク細胞層が交互に積層することで形成されており(Photo 2-1~2-3), 偏光下において薄壁の細胞は, 厚壁の細胞よりも二次壁が薄い分, 弱い複屈折を示した(Photo 2-1b, 2-2b)。薄壁の細胞, 厚壁の細胞ともにほとんどの細胞が細胞内容物を保持していたが, コルク組織の外層に遷移するにつれて, 細胞内容物が抜けた薄壁の細胞が多く見られるようになり(Photo 2-2a), コルク組織の外層では, 薄壁の細胞層からコルク組織の層が剥離している部位が多く見られた。休眠期に採取した試料では, 厚壁の細胞層がコルク形成層に隣接していた(Photo 2-1, 2-2)。1対の薄壁と厚壁の細胞層から成る層は, ②の試料では21層観察された。①の試料では試料作製過程でコルク組織の一部が剥離したため, 正確な層数はわからなかったが, 11層残っていた。

平滑部のコルク細胞は接線方向に細長く, 横断面で線形(Photo 2-3a), 放射断面で楕円形ないし長方形(Photo 2-3b), 接線断面では接線方向に細長い多角形を呈した(Photo 2-4a, 2-4b)。同一のコルク形成層細胞から形成されたと考えられるコルク細胞, コルク皮層細胞は, 横断面および放射断面では整然とした放射列を成し, 細胞接線方向の長さおよび軸方向径はほぼ同じであった(Photo 2-3)。しかし, コルク形成層細胞の垂層分裂によりコルク細胞あるいはコルク皮層細胞の接線方向の長さが半分になる箇所が横断面の

随所で見られた(Photo 2-3a 矢印)。コルク細胞は、接線壁が厚く、放射壁および水平壁が薄かった(Photo 2-3a, 2-3b)。このため、偏光下では放射壁と水平壁は、接線壁よりも弱い複屈折を示した(Photo 2-3c, 2-3d)。また、薄壁の細胞は、放射壁、水平壁が入り組んで細胞末端が鉤状になり、鉤どうしが引っかかるように配列していた(Photo 2-3a, 2-3b)。コルク組織の外層付近では、細胞内容物の放射割れが見られ、特に薄壁のコルク細胞において顕著に見られた(Photo 2-1a 矢印, 2-3a 小矢印)。接線断面では、コルク細胞は接線方向に直線的に連なるものの、軸方向には不整に配列していた(Photo 2-4a, 2-4b)。平滑部のコルク組織には細胞間隙は観察されなかった(Photo 2-4a, 2-4b)。平滑部のコルク細胞では細胞内容物はトルイジンブルーO およびサフラニンに良く染まったが、細胞壁はほとんど染まらなかった(Photo 2-3a, 2-3b)。

横断面、放射断面において皮目のコルク形成層は内外両方向に膨らみ、レンズ状の形を呈した(Photo 2-5)。皮目においても filling tissue と closing layer が交互に重なった多層構造が観察された(Photo 2-5)。幹の皮目においては、filling tissue と薄壁の細胞層、closing layer と厚壁の細胞層がそれぞれ連続していた(Photo 2-5)。皮目の細胞形は、平滑部とは異なっていた。closing layer のコルク細胞は、接線断面では丸みを帯びた多角形から楕円形を呈し(Photo 2-6, 2-7)、放射方向に扁平であった(Photo 2-8a, 2-9)。closing layer では接線断面において細胞間隙が多く見られた(Photo 2-6a, 2-7)。filling tissue では、多くの細胞がつぶれて形が崩れていたため、closing layer よりも非常に広い細胞間隙を有していた(Photo 2-6a, 2-8a, 2-9)。最内層の filling tissue の細胞は、形成後まだ潰れていない皮目と(Photo 2-8a)、形成後すぐに潰れる皮目があった(Photo 2-9)。これらの細胞の崩壊と広い細胞間隙により filling tissue の厚みが増すことは、皮目がレンズ状に膨らむ要因の一つとなっていた。closing layer の細胞壁は偏光下で複屈折を示したが、filling tissue の細胞壁は複屈折を示さなかった(Photo 2-7b, 2-8b)。皮目部分のコルク皮層は平滑部よりも放射方向の細胞数が多いため、放射方向の幅が広がっていた。皮目のコルク皮層細胞は、closing layer のコルク細胞や平滑部のコルク皮層細胞よりも球形に近い形を呈し、細胞間隙が多く非常にルーズに配列していた(Photo 2-9)。皮目のコルク細胞壁は、filling tissue ではトルイジンブルーO およびサフラニンでわずかに染まっていたが、closing layer では、平滑部と同様にほとんど染まらなかった(Photo 2-9)。

・シラカンバ

シラカンバの外樹皮も、平滑部、皮目ともにウダイカンバと同様の特徴を有した (Photo 2-10~2-13)。シラカンバでは薄壁の細胞層において内容物が抜けて空の状態のコルク細胞が非常に多く見られた (Photo 2-10a, 2-11)。しかし、同じ薄壁の細胞層でも部分的に細胞内容物を保持しているコルク細胞の領域も見られた (Photo 2-10a：青矢尻)。それらの細胞は放射径が小さく、厚壁の細胞との見分けが困難であったが、同じ細胞層を接線方向にたどると内容物が抜けた領域とつながること、および偏光下でのわずかな複屈折の強さの違いにより薄壁の細胞層であることがわかった (Photo 2-10b：青矢尻)。試料作製過程にコルク層の剥離が起こった部位では、剥離しかけているコルク層の内側の薄壁の細胞層 (Photo 2-12：赤矢尻) において、内容物を保持する放射径の小さい薄壁のコルク細胞は、放射断面において水平壁が入り組んで鉤状になり、折りたたまれている状態であった (Photo 2-12：小矢印)。一方内容物が抜けている細胞は、剥離に先立って折りたたまれていた細胞壁が延ばされることで放射径が大きくなっていた (Photo 2-12：大矢印)。平滑部の接線断面において、コルク細胞は接線方向に細長く、接線方向に配列する傾向にあるものの、部分的に配向は乱れ、軸方向に配列するコルク細胞も見られた (Photo 2-13a)。皮目ではウダイカンバと同様に多角形から楕円形のコルク細胞で構成され、closing layer において細胞間隙が多く見られた (Photo 2-13b)。コルク細胞内容物および細胞壁の染色性はウダイカンバと同様であった。

・ダケカンバ

ダケカンバの外樹皮も、平滑部、皮目ともにウダイカンバやシラカンバと同様の特徴を有した (Photo 2-14~2-17)。ダケカンバの外樹皮は、ウダイカンバやシラカンバよりも薄紙状にはがれやすく、特に横断面において顕微鏡試料作製過程に薄壁の細胞層から剥離した部分が多く見られた (Photo 2-14a, 2-16a)。コルク細胞内容物および細胞壁の染色性はウダイカンバと同様であった。

2.3.1.2 ヤエガワカンバの組織構造

ヤエガワカンバの外樹皮は、薄紙状のコルク組織が積層するが、他のカバノキ属樹種と異なり随所で縦横に裂けてめくれた何層ものコルク組織が、点在する硬いコルク組織の塊により留められていた(Photo 2-18a, 2-18b)。この硬いコルク組織を呼び示す専門用語がないため、本論文では便宜的に以後この硬いコルク組織の塊を鋳状組織と呼ぶ。周皮は皮目、鋳状組織、それ以外の平滑部に分けられた。これらの組織いずれにおいても多層構造が認められた(Photo 2-19~2-21)。他のカバノキ属3種では、コルク組織の層が平滑部、皮目ともに接線方向に連続して何層も重なっていたが、ヤエガワカンバのコルク組織の場合、鋳状組織以外の平滑部や皮目では、コルク形成層付近の4-7層目から外側の層が剥離し、皮目ではそれらに連続する filling tissue と closing layer とともに破断、脱離していた(Photo 2-19)。

平滑部のコルク組織は、厚壁と薄壁の細胞層が交互に重なっており、厚壁の細胞にはトルイジンブルーでよく染まる細胞内容物が堆積していた(Photo 2-21)。平滑部のコルク細胞は、細胞壁が3層構造をしており、内層と外層は偏光下にて複屈折を示し、それらの中には複屈折を示さない中層が観察された(Photo 2-22)。細胞壁の外層はトルイジンブルーでほとんど染まらなかったが、内層は薄く染まり(Photo 2-22)、多数の単壁孔が見られた。複屈折を示す内層は、厚壁の細胞で厚く、厚壁と薄壁の細胞の違いはこの内層の厚さに起因していた(Photo 2-22)。一部のコルク細胞内には偏光下で複屈折を示す細粒状の内容物が見られた(Photo 2-23)。コルク細胞は、接線方向に長い多角形のものが多かったが、軸方向に長い多角形の細胞も見られた(Photo 2-24)。

鋳状組織のコルク組織においても、厚壁と薄壁の細胞層が交互に重なっていた(Photo 2-25, 2-26)。横断面、放射断面において、鋳状組織全体が内樹皮側に膨らみ、各層およびコルク形成層は、平滑部や皮目と比較して波打っていた(Photo 2-19, 2-20, 2-25)。鋳状組織では部分的にスクレレイドのような厚壁の細胞の塊が放射方向に連なる領域が見られ、コルク形成層付近では内樹皮側に食い込んでいる箇所も見られた。細胞壁は平滑部の細胞と同様に3層構造をしていた。スクレレイド様の厚壁の細胞では特に内層が厚く、多数の単壁孔が見られた(Photo 2-27a, 2-27b)。細胞間には、偏光下で複屈折を示さない細胞間層が見られた(Photo 2-27c)。

皮目では、他のカバノキ属と同様の特徴が見られ、closing layer と filling tissue が交互に重なっていた(Photo 2-28a)。横断面では皮目のコルク形成層は内側にくぼんでおらず、平滑部と同様に直線的であった(Photo 2-28a)。

2.3.2 年齢が明らかな枝の光学顕微鏡観察

・平滑部

ウダイカンバ、シラカンバにおいて、厚壁の細胞層と薄壁の細胞層が、平滑部では枝齢と同数観察された(Photo 2-29a~e)が、4年生~5年生の節間ではコルク組織の外層が部分的に破断していた。ウダイカンバの当年生から4年生の節間のコルク組織最外の厚壁の細胞層における最内コルク細胞の接線方向の長さおよび放射径を計測したところ(4年生節間のコルク組織最外層では細胞の端が不明瞭となっていたため、接線方向の長さは3年生の節間まで計測した)、枝齢が増加するとともに、接線方向の長さが大きくなり、放射径は小さくなっていた(Fig. 2-1a, 2-1b)。ウダイカンバの当年生から4年生の節間における、コルク組織最内のコルク細胞(コルク形成層細胞に隣接する細胞)の接線方向の長さは、枝齢が増えるにつれて少しずつ大きくなっていた(Fig. 2-1c)。接線方向の長さのばらつきが大きいのは、垂層分裂によって接線方向の長さが半減して間もない細胞も含めて計測しているためである。ウダイカンバの枝におけるそれぞれの層のコルク細胞径の結果を Table 2-2, 2-3 に、節間の基部の直径と曲率を Table 2-4 に示した。

ヤエガワカンバについては、部分的に枝齢と同数の薄壁の層と厚壁の層が交互に重なる領域が見られた(Photo 2-30a~d)が、それらの多層構造は枝の全周にわたって連続しているわけではなかった。1年生の枝では、外側に薄壁の細胞層が配置され、内側に厚壁の細胞層が配置されていた(Photo 2-30a)。枝の切片では、厚壁の細胞の塊を有する鋸状組織は見られなかった。薄い切片(2.5 μm 厚)でも濃く染まるような細胞内容物がコルク細胞内に見られた(Photo 2-30a~d, 2-31a, 2-31b)。

・皮目

ウダイカンバ、シラカンバの小枝では、filling tissue と closing layer の対の数が必ずしも節間齢と一致しなかった。1年生枝では filling tissue と closing layer が4~5組ずつ観

察されたが、2年生～5年生の節間では平滑部の薄壁と厚壁の細胞層1組に対してそれぞれが各々1～3層ずつと認められた(Photo 2-32a, 2-32b)。また、ウダイカンバの各節間の皮目の大きさを計測したところ、節間齢が増すとともに、皮目の軸方向の長さはわずかに増加傾向にある程度であったのに対して、接線方向の長さは顕著に増加していた(Fig. 2-2)。皮目は、当年生節間および2年生節間では接線方向の長さよりも軸方向径の方が大きく、縦長の楕円形を呈したが、3年生節間と4年生節間では接線方向の長さが軸方向径よりも大きくなり、横長の楕円形を呈し、一部の皮目では異なる皮目が接線方向に隣接して癒合していた。皮目は、接線方向の長さが大きくなるとともに、横断面におけるコルク形成層が内側に膨らむ度合いが小さくなり、中央部のコルク形成層は円周方向に忠実になり、維管束形成層や平滑部のコルク形成層と平行に近い状態になっていた(Photo 2-32a, 2-32b)。

ヤエガワカンバの1年生や2年生の節間では、明らかな皮目は観察されなかったが、コルク形成層が内側に膨らんだ部分が散見され、皮目の前段階と思われる組織が観察された(Photo 2-33a, 2-33b)。3年生、4年生の節間ではウダイカンバやシラカンバと同様な皮目が観察された(Photo 2-33c, 2-33d)。Photo 2-33cの3年生節間の写真は、皮目の端の部分を示し、わずかに filling tissue の細胞が見られ、コルク形成層付近の断面が斜めになっている。

2.3.3 ウダイカンバのコルク組織の TEM 観察

幹と5年生枝の組織を観察した結果、厚壁と薄壁の細胞における壁厚の違いおよび放射径の違いが明瞭に観察された(Photo 2-34)。Photo 2-34は右下方向がコルク形成層側であり、外側から内側へ向かって厚壁の細胞層から薄壁の細胞層へ遷移する部位を示している。壁厚が急激に変化しているが、薄壁の細胞層から厚壁の細胞層へ遷移する場合は中間的な壁厚の細胞が見られた。厚壁・薄壁の細胞ともに、接線壁と比べて放射壁、水平壁は著しく薄かった(Photo 2-35, 2-36：赤矢尻)。厚壁の細胞層では、放射壁および水平壁が、接線方向および軸方向に隣り合う細胞どうし半個ずつずれて配列することが多かった(Photo 2-35a)。一方、薄壁の細胞層では、接線壁が薄いことから放射壁および水平壁の著しい薄壁部の範囲が厚壁の細胞よりも広く、隣接する細胞の共通壁の同一部

分が両方とも壁孔対状に薄かった(Photo 2-35b)。

複合細胞間層以外の部分は均一に染色され、これまで多種のコルク細胞で報告されている(Sitte 1961, Wacowska 1984, Pereira 2007)ようなスベリンの多重層構造は観察されなかった(Photo 2-35)。複合細胞間層は細胞壁よりも濃く染まっていたが(Photo 2-34, 2-35, 2-37), 幹の試料の一部では細胞壁の方が濃く染まっていた(Photo 2-36)。幹の横断面の試料では、接線壁に原形質連絡状の濃く染まる斑点が見られた(Photo 2-37)が、5年生枝の試料ではそのような斑点は見られなかった。

2015年8月4日に採取した当年生枝の平滑部では、表皮のすぐ内側のコルク組織の外層において、薄壁の細胞がそれぞれの細胞末端が絡み合うように配列し、横断面では細胞末端どうしがジグソーパズルのピースのように複雑に入り組んでいた(Photo 2-38)。また薄壁の細胞は、放射方向につぶれた細胞も多く見られた(Photo 2-38)。厚壁の細胞でも細胞末端が絡み合う様子は観察されたが、その度合いは薄壁の細胞よりも小さかった(Photo 2-38a)。platinum blue 染色と酢酸ウラニル染色では、染まり方の明瞭な違いは見られなかった(Photo 2-38)。

当年生枝の皮目を TEM で観察したところ、closing layer と filling tissue では細胞壁の構造が異なっていた。closing layer のコルク細胞では平滑部のコルク細胞と類似した細胞壁が観察され、その内側に比較的電子密度の高いアモルファスレイヤー(Fujii 1981)が堆積していた(Photo 2-39a, 2-39b)。これに対して filling tissue のコルク細胞では、比較的電子密度の低いアモルファスレイヤーが発達し、その内部には電子密度が高い内容物を含む幅や間隔の不定な割れ目が頻出した(Photo 2-39a, 2-39b)。filling tissue の電子密度の低い不連続なアモルファスレイヤーには細かい網目状の構造が観察された(Photo 2-39b)。

2.3.4 外樹皮構成細胞の細胞径および細胞数

調査したカバノキ属4種のうち、ウダイカンバ、シラカンバ、ダケカンバの組織構造は類似した特徴を有したが、コルク細胞径や各種細胞数に関しては違いが見られた。電子顕微鏡観察では薄壁～壁厚の移行的なコルク細胞も見られたが、ここでは光学顕微鏡および偏光顕微鏡を用いた観察による4種の結果を示す。薄壁の細胞層および壁厚の細

胞層の各細胞放射列における厚壁と薄壁の細胞数(平均±SD)は、放射方向にそれぞれ、ウダイカンバで 7.1 ± 1.5 と 1.4 ± 0.5 、ダケカンバで 3.8 ± 1.1 と 1.5 ± 0.6 、シラカンバで 5.5 ± 0.9 と 2.8 ± 0.8 、ヤエガワカンバで 5.7 ± 1.2 と 1.4 ± 0.6 であった(Fig. 2-3)。いずれの樹種でも厚壁の細胞数の方が多く、シラカンバでは薄壁の細胞の割合が多い傾向にあった。

1つの細胞放射列におけるコルク皮層細胞数(平均±SD)は、ウダイカンバで 4.3 ± 1.3 、ダケカンバで 2.6 ± 0.9 、シラカンバで 6.1 ± 1.9 、ヤエガワカンバで 1.7 ± 0.7 であった(Fig. 2-4)。

厚壁の細胞の接線方向の長さ、軸方向径、放射径、薄壁の細胞の放射径(いずれも平均±SD)は、それぞれウダイカンバで 102.7 ± 18.6 、 15.4 ± 1.8 、 3.4 ± 1.0 、 5.6 ± 1.5 、ダケカンバで 68.9 ± 14.3 、 13.5 ± 1.8 、 3.2 ± 0.8 、 6.4 ± 1.5 、シラカンバで 50.7 ± 17.0 、 21.8 ± 8.5 、 3.6 ± 1.3 、 11.4 ± 3.0 、ヤエガワカンバで 68.5 ± 15.1 、 31.5 ± 10.8 、 5.6 ± 1.1 、 9.0 ± 1.7 であった(Fig. 2-5~2-7)。接線方向の長さについては、垂層分裂して細胞径がほぼ半分になった直後と考えられる細胞も含めて計測したため、共通してばらつきが大きかった(Fig. 2-5)。接線方向の長さはウダイカンバが最も大きい値を示した(Fig. 2-5)。軸方向径は、シラカンバ、ヤエガワカンバが、ウダイカンバおよびダケカンバよりも大きい値を示し、ばらつきが大きかった(Fig. 2-6)。厚壁の細胞と薄壁の細胞の放射径を測ったところ、薄壁の細胞の方が放射径が大きく、とくにシラカンバの薄壁の細胞の放射径が大きかった(Fig. 2-7)。また、ヤエガワカンバを除く3樹種の厚壁の細胞の放射径に有意な差はなかった(Fig. 2-7)。軸方向径を接線方向の長さで割った値について計算したところ、シラカンバ、ヤエガワカンバについては大きい値を示し、ウダイカンバ、ダケカンバは小さい値を示した(Fig. 2-8)。接線断面において、接線方向に長い細胞のみでなく、縦長な細胞や、中間的な形の細胞も多く見られたシラカンバ、ヤエガワカンバと、接線方向に細長い細胞で構成されていたウダイカンバおよびダケカンバの細胞形の特徴が数値によって示された(Fig. 2-8, Photo 2-40)。

2.4 考察

2.4.1 外樹皮の組織構造

本研究で用いた北海道産のカバノキ属4種のコルク組織の解剖学的特徴は、欧米産の同属他種について示した過去の報告と類似していた(本章の2.3.1節)。Holdheide (1951)は、*B. pendula*のコルク組織の内層において、細胞径が大きいearly cork cellsと、細胞径が小さく扁平で接線壁が厚く、茶色の細胞内容物を含むlate cork cellsが見られ、それらの細胞から成る層が年輪様の構造を形成していたと報告した。Chang (1954a)は*B. alleghaniensis*と*B. papyrifera*について、コルク組織では“radially narrowed cells”から成る層と“radially broad cells”から成る層が交互に重なっていたと報告した。Schönherr and Ziegler (1980)は、*B. pendula*のコルク組織で、厚壁の細胞から成る層の“heavily suberized layer”と薄壁の細胞から成る層の“little-suberized layer”が繰り返し構造を形成していたと述べた。Bhat (1982)は、*B. pubescens*の外樹皮について、何層も密に重なった周皮(コルク組織)の層で構成され、その層が“inner thick-walled early cork cells”と“thin-walled late cork cells”から成ると述べた。コルク細胞の大きさやそれぞれの層の呼び方は異なるものの、これらの報告は、比較的広い放射径をもつ薄壁のコルク細胞と、それよりも狭い放射径をもつ厚壁のコルク細胞が交互に層構造を成すという点で一致していた。このような二種類のコルク細胞層から成る層が繰り返し形成されるという特徴は、カバノキ属樹種の一般的な特徴であると言える。

本研究では、これらの特徴に加えて、接線壁に比べて放射壁および水平壁が極端に薄いことが示された(Photo 2-3a, 2-3b)。さらに、厚壁の細胞層では、接線方向および軸方向に隣り合って並ぶ細胞どうしで、著しく薄壁化した部分が盲壁孔状に独立して存在し、強度的に弱い領域が不連続であるのに対し、薄壁の細胞層では、これらの薄い細胞壁が壁孔対状に隣接し、強度的に弱い領域が接線方向および軸方向に連続していた(Photo 2-35)。この厚壁細胞と薄壁細胞との違いの要因として、接線壁の厚さと放射径の違いが挙げられる。厚壁の細胞では接線壁が非常に厚く、放射壁および水平壁の極端に薄い領域は非常に狭いため、これらの領域が接線方向、軸方向に隣接する頻度は低くなり、盲壁孔状に独立すると考えられる。一方で薄壁の細胞では、接線壁が薄く、かつ放射径が厚壁の細胞よりも大きいため、放射壁および水平壁の極端に薄い領域が厚壁の細

胞よりも広くなり、その分細胞どうして隣接する頻度が増し、極端に薄い領域が壁孔対状に隣り合う細胞が多くなると考えられる。こうして強度的に弱い領域が接線方向および軸方向に連続して存在することで、薄壁の細胞層から破壊され、層状に剥離しやすくなる。これらの構造的特徴は、カバノキ属の外樹皮が薄紙状に剥離する現象に大きく関係している。

カバノキ属の外樹皮と同様に薄紙状に剥離する外樹皮を有する樹種に *Melaleuca quinquenemia* がある。その外樹皮の特徴から paper bark tree と呼ばれるが、カバノキ属の外樹皮のように接線方向に剥がれるのではなく、縦に裂ける。そのコルク組織はスベリン化した細胞壁を有する細胞層と、スベリン化していない細胞壁を有する細胞層が交互に層構造を成し、後者の細胞は分化後崩壊する (Chiang and Wang 1984)。このように壊れやすさの異なる層が交互に重なる点ではカバノキ属のコルク組織と類似する。しかし、その構成細胞は軸方向に細長いコルク細胞と、放射方向に長い放射組織状のコルク細胞で構成され、その接線断面における細胞配列は層階状配列の維管束形成層に類似する (Chiang and Wang 1984)。主に接線方向に細長いコルク細胞で構成されるカバノキ属とは構成細胞の形や配列が大きく異なる。これらの特徴により裂ける方向が異なると考えられ、構成細胞の形状および配列はその機械的性質に大きく影響する。

ヤエガワカンバは他のカバノキ属樹種とは樹皮の外観が大きく異なり、外樹皮表層では紙状に剥がれた樹皮が捲れ上がる (McCallister 2013)。本研究でヤエガワカンバの外樹皮の組織構造を調べた結果、他のカバノキ属3種とは異なる特徴を有していた。その特徴として鋸状組織の存在が挙げられる。鋸状組織では、スクレレイド様の厚壁のコルク細胞が部分的に集合して放射方向に連なっていた (Photo 2-19, 2-20)。厚壁化したコルク細胞はトウヒ属や熱帯の樹種で見られる (Angyalossy et al. 2016) が、ヤエガワカンバの鋸状組織のような、厚壁の細胞の塊が放射方向に連なる構造は報告されていない。

鋸状組織が非常に硬いのは、厚壁のコルク細胞の存在によると考えられる。樹皮上に見られる同様に硬い組織として、トゲや翼 (Smithson 1952 and 1954, Bowen 1963) がある。しかし鋸状組織の構造は、平滑部と同様に多層構造を保ちつつ、スクレレイド様の硬い組織が混在する点で、Angyalossy et al. (2016) のトゲや翼の定義にある構造とは異なっていた。また、鋸状組織において、コルク形成層が横断面、放射断面の両断面におい

で波打ち、スクレレイド様の硬い組織が食い込んでいた。これらの構造により、鋸状組織の接着面の表面積を増やし、硬い組織を内樹皮に食い込ませることで、内樹皮と強固に接着していると考えられる。ヤエガワカンバのコルク組織は、層どうしが非常に剥離しやすく、すぐにちぎれて脱落するため、試料採取の際に実際に内樹皮表面に密着していたコルク組織の層は2~3層であったが、鋸状組織によって何層ものコルク組織が串刺しにされたような形で幹表面に残存していた(Photo 2-19, 2-20)。このように、ヤエガワカンバのコルク組織は、鋸状組織により内樹皮に留められることで幹表面に留まり、結果として幹を覆うことで保護組織としての機能を全うするようになっているのかもしれない。また、5年生枝において鋸状組織は見られなかったことから、鋸状組織は若い枝では形成されないか、形成されるとしても非常に頻度が低い可能性がある。

本研究では、コルク細胞のサイズや形状について樹種ごとに違いが認められた(本章の2.3.4節)。しかしながら、本研究では1樹種につき1個体の試料を調べているため、同種の個体間における違いがどの程度あるのかは不明である。このため、樹種ごとの違いについて考察するためには、各樹種の個体間や成長段階における細胞のサイズの違いを調べる必要がある。

2.4.2 皮目の組織構造

皮目のコルク組織が平滑部と大きく異なる特徴として、細胞間隙の存在と filling tissue の崩壊が挙げられる。皮目において、平滑部よりも頻繁に外層部の崩壊が見られるのは、filling tissue の構造的特徴によるところが大きいと考えられる。これまでにカバノキ属のコルク組織の構造について報告されている中では、皮目と平滑部の違いについて述べられているものもある(例えば、Schönherr and Ziegler 1980)。しかしながら、皮目の組織を TEM などの電子顕微鏡で詳細に観察した例はなく、filling tissue における細胞の崩壊や、カバノキ属樹種の皮目と平滑部のコルク細胞の細胞壁の違いについて言及した報告はない。

皮目の光学顕微鏡観察より、closing layer, filling tissue, コルク皮層における細胞間隙, filling tissue において細胞が潰れてバラバラになることにより細胞間隙が拡大している様子が確認された(Photo 2-8a, 2-9)。皮目は平滑部よりも液体や気体をよく通す性質

を持つ(Schönherr and Ziegler 1980, Groh et al. 2002)が、これらの構造はその性質に大きく寄与していると言える。しかしながら、細胞間隙が多い皮目は病原体の侵入経路となりやすい(Bernhard 1961)。Rosner and Kartusch (2003)は、*Picea abies*における皮目の構造について、filling tissue では広い細胞間隙を有し多くの細胞が崩壊している様子、closing layer ではfilling tissue と比較して細胞が詰まって配列し、狭い細胞間隙が見られる様子について述べている。これらの構造的特徴はカバノキ属の皮目と類似する。また、Rosner and Kartusch (2003)は、closing layer とfilling tissue の形成は、ガス交換とバリア機能を両立させる巧妙な設計例を示すものであるかもしれないとも述べている。カバノキ属で見られた構造もまた、filling tissue の細胞の崩壊により細胞間隙を拡大して通気機能を維持しつつ、closing layer で細胞間隙を小さくし、さらに多層構造を形成することで、病原体の侵入を防ぐ働きをしていると考えられる。また、Geurten (1950)は、ドイツのいくつかの樹種の樹皮の蒸散量について調べたところ、ブナ属やカバノキ属などの平滑な樹皮をもつ樹種は、蒸散速度が最も低く、一方でコナラ属、ハコヤナギ属、マツ属のような裂け目の入った樹種は最も高かったと報告した。これらの傾向は皮目の構造のタイプと関係していると考えられる。closing layer とfilling tissue の季節的な形成については、第3章で考察する。

ウダイカンバのfilling tissueにおける細胞の崩壊は、細胞壁構造に起因すると考えられる。filling tissueとclosing layerでは細胞壁厚に関しては大きな違いは見られなかったものの、細胞壁の構造や性質はこれらの2つの領域では異なっていた。filling tissueでは細胞壁に偏光下で複屈折は認められなかった(Photo 2-8)ため、セルロースなどの結晶性の構造分子を欠く、または存在しても配列方向が不斉であると考えられる。また、filling tissueの細胞壁における電子染色でよく染まる細胞内容物が、アモルファスレイヤーの割れ目に陥入している様子が観察された(Photo 2-39)。これと類似した細胞壁の溝が、コルクガシ(*Quercus suber*)のコルク細胞でも観察されている(Teixeira & Pereira 2009)。しかし、ウダイカンバのfilling tissueで見られたアモルファスレイヤーの壁孔様の割れ目は、サイズのばらつきがある点や、その出現頻度が大きい点でコルクガシのコルク細胞の細胞壁の溝とは異なっていると思われる。さらに、ウダイカンバのfilling tissueの細胞は、細胞間層から剥がれやすいようであった。おそらく、filling tissueの細胞壁は、細胞どう

しがはがれやすく、潰れて崩壊しやすいようにあらかじめ作られていると考えられる。

コルク組織のように形成後死滅する組織には、木部道管や離層などがある。しかしながら、皮目のfilling tissueのように、形成後に細胞が潰れてばらばらに崩壊する例はないため、この性質はコルク組織であり通期組織でもある皮目に特徴的である。

2.4.3 コルク組織の形成

本研究では、ウダイカンバ、シラカンバ、ヤエガワカンバの枝における薄壁と厚壁の細胞層の対の数が枝齢と一致することが確認された(Photo 2-29, 2-30)。このことから、カバノキ属樹種のコルク組織を構成するこれら細胞層の各対は、1年に1層形成されると考えられる。コルク組織における年輪は他樹種でも観察されている。コルクガシは、カバノキ属と同様に、コルク形成層が幹を一周し、長期にわたって活動し続ける樹種であるが、明瞭な年輪が観察されている(Pereira et al. 1987, Surovy et al. 2009)。また、コルク組織の年輪幅は年によって変化し、降雨量や気温との相関があるため(Caritat et al. 1996)、年輪年代学の研究にも用いられる(Caritat et al. 2000)。コルク組織の年輪構造は北米に生育する*Picea glauca*, *Tsuga canadensis*, *Abies balsamea*においても観察された(Grozdits et al. 1982)。コルク組織に明瞭な成長輪が形成される現象は様々な属や種で見られる。

ウダイカンバの枝において、コルク組織最内のコルク細胞の接線方向の長さは、枝年齢が増加するとともに増加した(Fig. 2-1c)。コルク組織最内のコルク細胞の接線方向の長さは、その内側に隣り合うコルク形成層細胞とほぼ同じである。よって、コルク形成層細胞は、成長とともに接線方向の長さが大きくなっていると言える。Sanio (1872)は、*Pinus silvestris*の木部細胞を観察し、髄から樹皮側に遷移するにつれて、木部繊維細胞の長さが増加し、ある値で一定となる第1法則と、その一定となる値が枝先から幹に至っては増加し、その後根元に向かうにつれて減少する第2法則について報告した(全5法則)。これらの法則は維管束形成層細胞において、形成層細胞のサイズが齢とともに増加する傾向があることを示す。また、幹のコルク細胞の接線方向の長さは枝のコルク細胞の倍以上であったため、Sanioの第2法則で論じられている木部細胞と同様に、コルク細胞でも枝から幹のある部分まで接線方向の長さが増加し、その後根元に向かうにつれ

て減少することが予想される。

この第2法則は、他の樹種についても当てはまることが報告されている(Bethel 1941)一方で、必ずしも当てはまらないといった報告も存在する(Bailey and Shepard 1915)。また、木部繊維が軸方向に長いのに対し、カバノキ属のコルク細胞は接線方向に長い。さらに、維管束形成層の内側の木部組織と、樹幹の最外部のコルク組織では、肥大成長により発生する成長応力のかかり方は異なると考えられる。このため、カバノキ属樹種のコルク細胞については、Sanioの法則とは異なった法則を持つ可能性もある。Mencuccini et al. (2007)は、Sanioの第2法則について、樹高10 m以上の大型の個体で当てはまると報告していることから、法則の特徴はある程度成長した個体において顕著に表れる事が予想される。カバノキ属のコルク形成層は、維管束形成層と同様に長寿であるため、10 m以上の大きな個体でも枝先から幹までコルク形成層が連続している可能性が高い。このため、コルク形成層の寿命が短い樹種とは異なり、10 m以上の大きく成長した個体を用いてコルク細胞サイズの法則性について調べることができ、その法則性がカバノキ属の外樹皮の平滑さを維持するメカニズムに寄与する可能性もある。

2.4.4 コルク細胞の微細構造

原形質連絡に関しては、これまでに木部および形成層において*Aesculus hippocastanum*の紡錘形始原細胞の放射壁や放射柔細胞の接線(末端)壁(Barnett 1981)、*Fagus sylvatica*、*Quercus robur*、*Tilia vulgaris*の木部繊維間、柔細胞間、木部繊維・柔細胞間の壁孔、*Sorbus aucuparia*の柔細胞間、木部繊維・柔細胞間の壁孔(Barnett 1982)、*Populus × canadensis*の放射柔細胞の接線壁(Sauter and Kloth 1986)などで観察されている。師部においては、*Ricinus communis*と*Salix alba*の師管・伴細胞間、師管・師部柔細胞間、伴細胞・師部柔細胞間、師部柔細胞間(Bel and Kempers 1990)、*Picea abies*の放射柔細胞間、放射柔細胞・師部柔細胞間(Francesch et al. 1998)などで観察されている。コルク組織においては、コルクガシ(Teixeira and Pereira 2009, 2010)と*B. pendula* (Schönherr and Ziegler 1980)で観察されている。ウダイカンバの幹のコルク細胞間で観察された原形質連絡状の斑点の構造は、過去に報告されたこれらの原形質連絡と類似しており、特に二次壁を貫通している様子はコルク組織で観察されたものと酷似していた(Photo 2-37b)。

コルク細胞壁にはスベリンの多層構造(suberin lamellae)が観察されることが、コルクガシやネグンドカエデ、ジャガイモなどのコルク細胞で報告されている(Sitte 1961, Wacowska 1984, Pereira 2007)。従来の報告によると、カバノキ属樹種のコルク組織のスベリン含有量は、20~45%と、コルクガシのコルク組織と同程度あるいはより多くのスベリンを含む(Holloway 1972, Ekman 1983, Pinto et al. 2009)。しかしながら、本研究で用いたウダイカンバにおいては幹、枝ともにスベリンの多層構造は観察されなかった。コルクガシでは、スベリンの多層構造が観察される場合(Sitte 1961, Pereira 2007)と観察されない場合(Teixeira and Pereira 2010)がある。この理由として Teixeira and Pereira (2010)は、スベリン高分子を構成する単量体の化学組成の違いや、単量体の空間的な構造発達様式の違いが、コルク細胞壁におけるスベリン高分子の構造形式に影響すると推測している。このため Teixeira and Pereira (2010)は、必ずしもスベリン化している細胞壁でスベリンの多重層構造が見られるとは限らないと述べている。したがって、スベリンを多量に含んでいても、スベリンの多重層構造が見られない場合があり、ウダイカンバのコルク細胞壁においても、細胞壁に堆積するスベリン高分子の化学的性質によってスベリンの多層構造が観察されなかった可能性がある。

2.4.5 TEM観察用超薄切片の染色方法について

酢酸ウラニルは、TEMを用いた研究において、生物試料の電子染色に広く用いられてきた。しかしながら、酢酸ウランは強い毒性があり、使用や保管に関して法律によって厳重に決められているため、代替可能な染色法が必要とされている。近年、Inaga et al. (2007)は、Pt-blueと呼ばれる白金(Pt)の錯体(化学式： $[\text{Pt}_4(\text{NH}_3)_8(\text{C}_6\text{H}_{13}\text{O}_5)_4]^{+5}$)の水溶液が動物細胞の電子染色に極めて有効であることを報告した。この溶液は、初めは Tanaka and Inagaki (1993)が走査型電子顕微鏡用試料の導電処理剤として考案したものであったが、Inaga et al. (2007)は、この溶液が超薄切片のポジティブ染色にも、細菌のネガティブ染色にも用いることが可能であることを示した。本研究では、Pt-blueを用いた染色方法により、周皮の微細構造の観察に用いることができたため、酢酸ウラニル染色の安全な代替方法であると示すことができた。この染色方法については、植物の微細構造の研究においてさらに詳しく従来の方法と比較する価値がある。

Table 2-2 各齡の節間における各層の最内のコルク細胞の接線径 ($n=25$)

節間齡(yr)	1st layer	2nd layer	3rd layer
1	19.8 ± 5.9 a		
2	22.4 ± 5.9 a	27.5 ± 6.9 c	
3	25.3 ± 8.0 ab	32.7 ± 10.3 cd	38.2 ± 12.4 d
4	30.1 ± 10.0 b	42.0 ± 13.7	55.0 ± 13.2

同一のアルファベットは有意差がないことを示す ($p < 0.05$).

Table 2-3 各齡の節間における各層の最内のコルク細胞の放射径 ($n=25$)

節間齡(yr)	1st layer	2nd layer	3rd layer	4th layer
1	5.4 ± 0.9 a			
2	5.1 ± 0.8 a	3.6 ± 0.6 b		
3	5.3 ± 0.8 a	4.2 ± 0.8	2.7 ± 0.5 c	
4	4.2 ± 0.7	3.4 ± 0.6 b	2.6 ± 0.6 c	1.4 ± 0.4

同一のアルファベットは有意差がないことを示す ($p < 0.05$).

Table 2-4 各齡の節間基部の直径と曲率

節間齡(yr)	基部の直径 (mm)	円周長比	円周長増加率
1	4.6	1	-
2	6.4	1.39	0.39
3	11.0	2.39	0.72
4	12.6	2.74	0.15

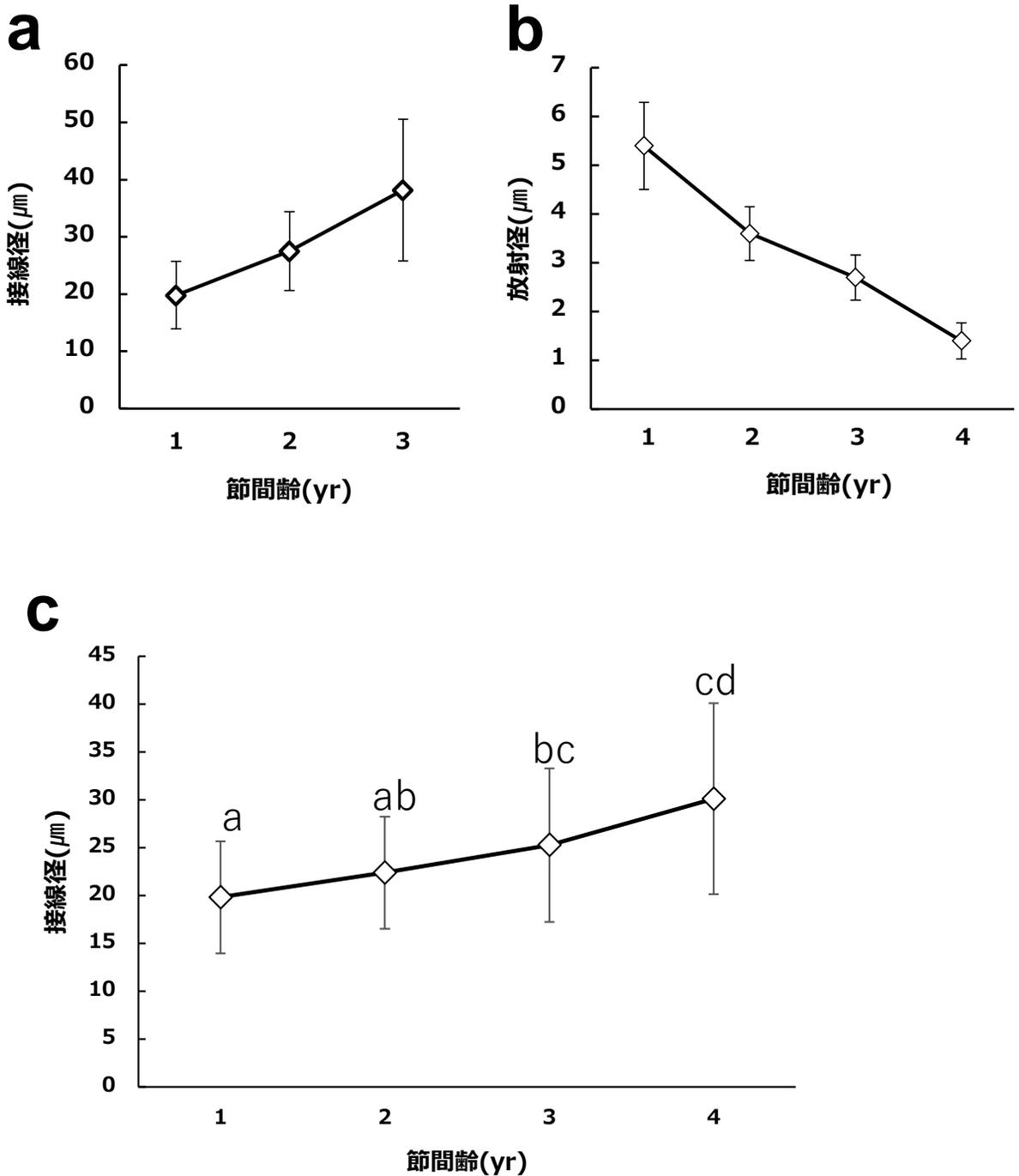


Fig. 2-1 ウダイカンバ4年生枝の細胞径. 当年生~3年生節間の接線径(a)および当年生-4年生節間の放射径(b)の変化($n=25$), および当年生~4年生節間における最内(コルク形成層に隣接する)コルク細胞接線径(c). 4年生節間のコルク組織最外層では細胞の端が不明瞭となっていたため、接線径は3年生の節間まで計測した(a). 同一のアルファベットは有意差がないことを示す($p < 0.05$). エラーバーは標準偏差を示す.

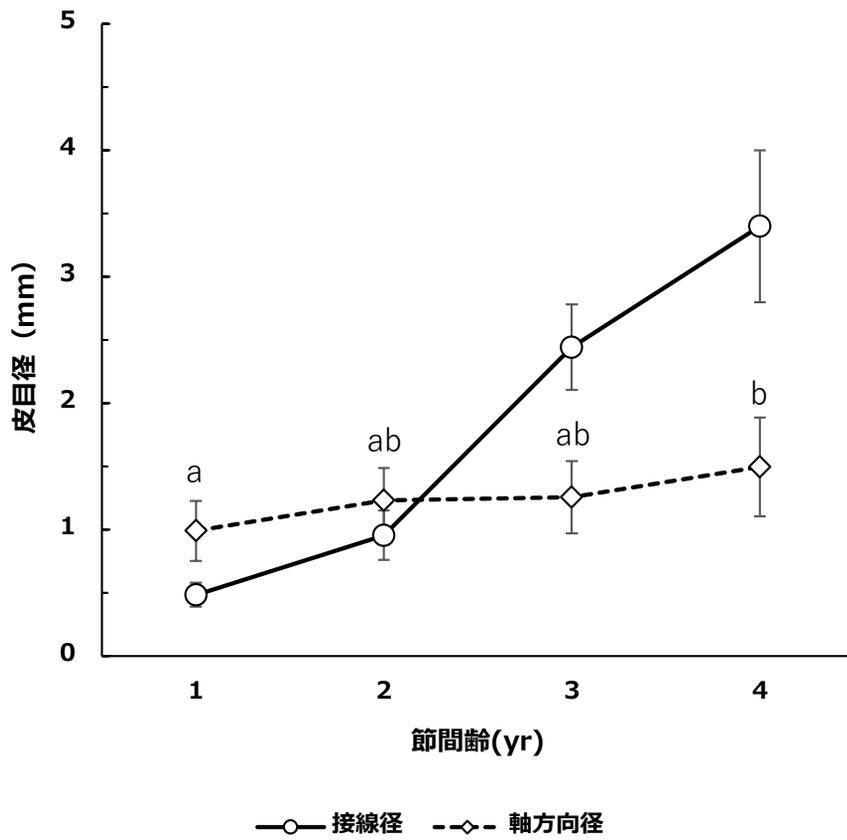


Fig. 2-2 ウダイカンバ当年生-4年生節間の皮目径 ($n=25$). 同一のアルファベットは有意差がないことを示す ($p < 0.01$). エラーバーは標準偏差を示す.

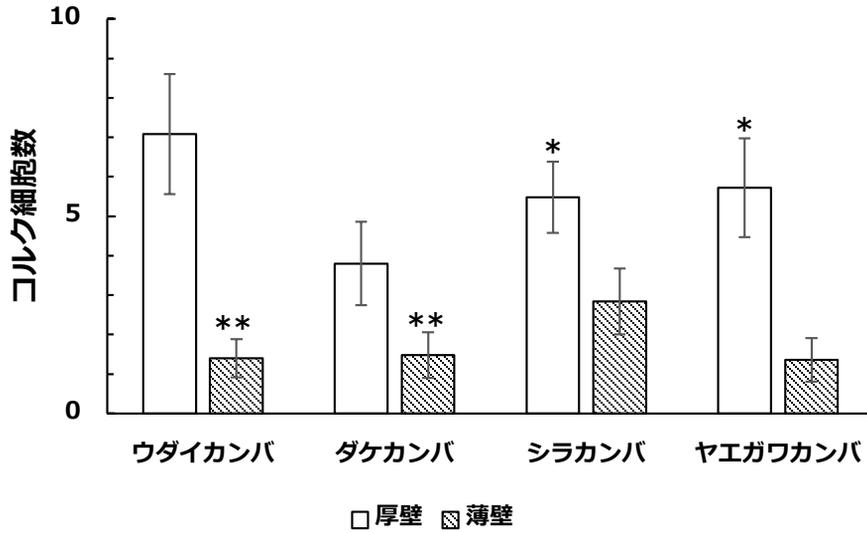


Fig. 2-3 カバノキ属4種の成木幹のコルク組織における各層内1放射列当たりの厚壁と薄壁のコルク細胞数. 同数のアステリスクは有意差がないことを示す ($n=25$, $p<0.05$). エラーバーは標準偏差を示す.

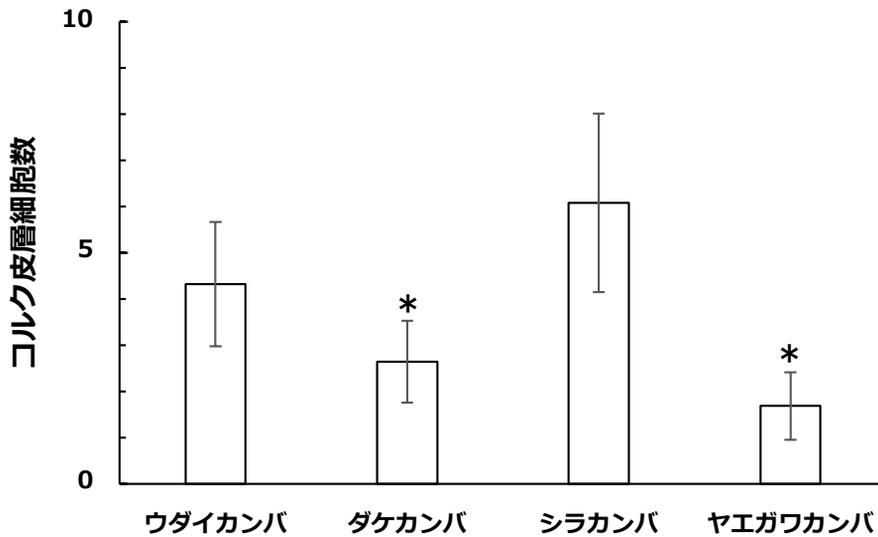


Fig. 2-4 カバノキ属4種の成木幹における1放射列あたりのコルク皮層細胞の数. 同数のアステリスクは有意差がないことを示す ($n=25$, $p<0.05$). エラーバーは標準偏差を示す.

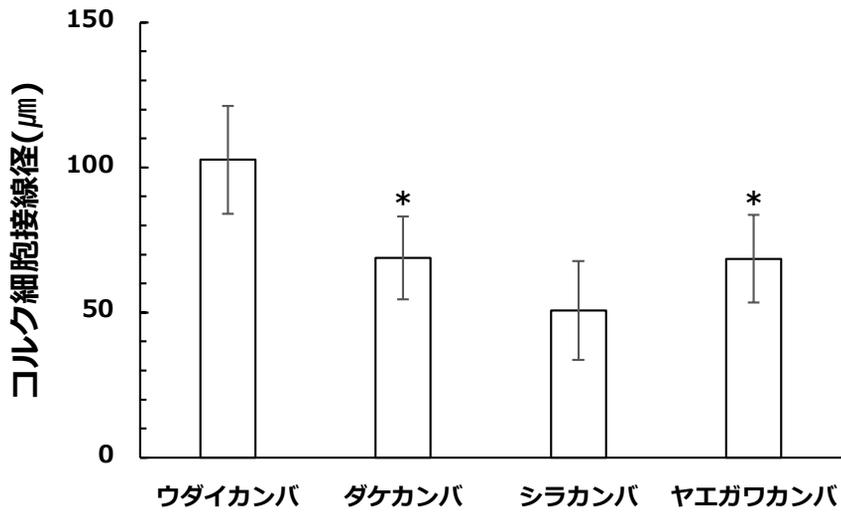


Fig. 2-5 カバノキ属4種の成木幹におけるコルク細胞の接線方向の長さ。同数のアステリスクは有意差がないことを示す ($n=50$, $p<0.05$)。エラーバーは標準偏差を示す。

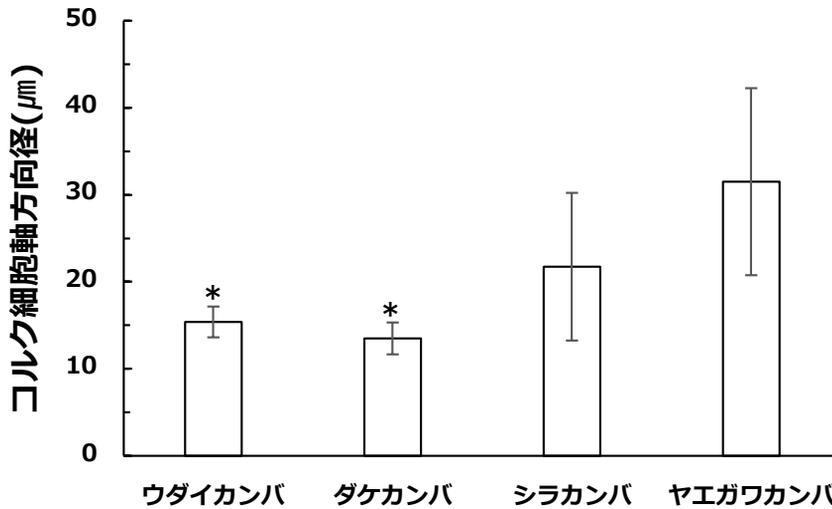


Fig. 2-6 カバノキ属4種の成木幹におけるコルク細胞の軸方向径。同数のアステリスクは有意差がないことを示す ($n=50$, $p<0.05$)。エラーバーは標準偏差を示す。

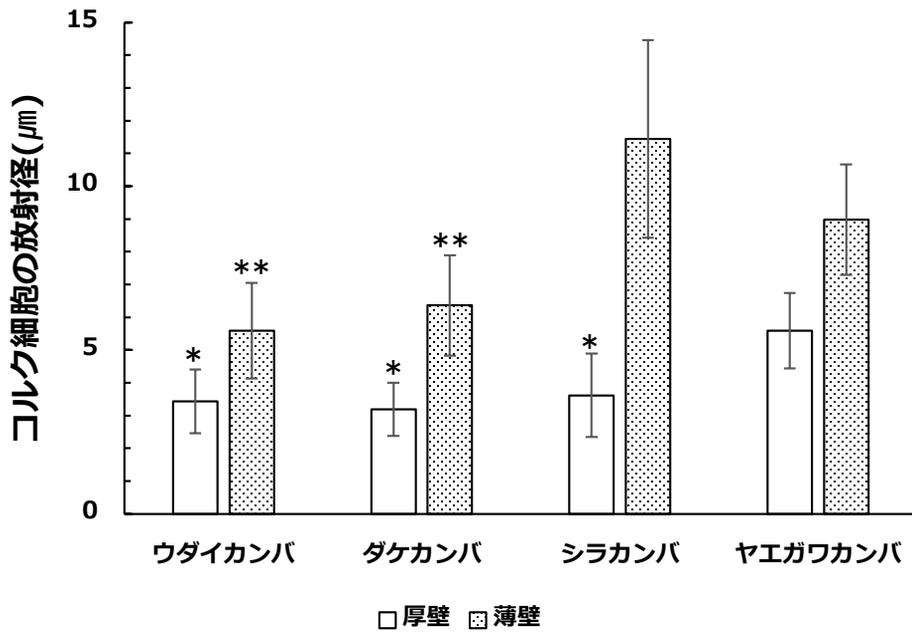


Fig. 2-7 カバノキ属4種の成木幹における厚壁と薄壁のコルク細胞の放射径. 同数のアステリスクは有意差がないことを示す($n=50$, $p<0.05$). エラーバーは標準偏差を示す.

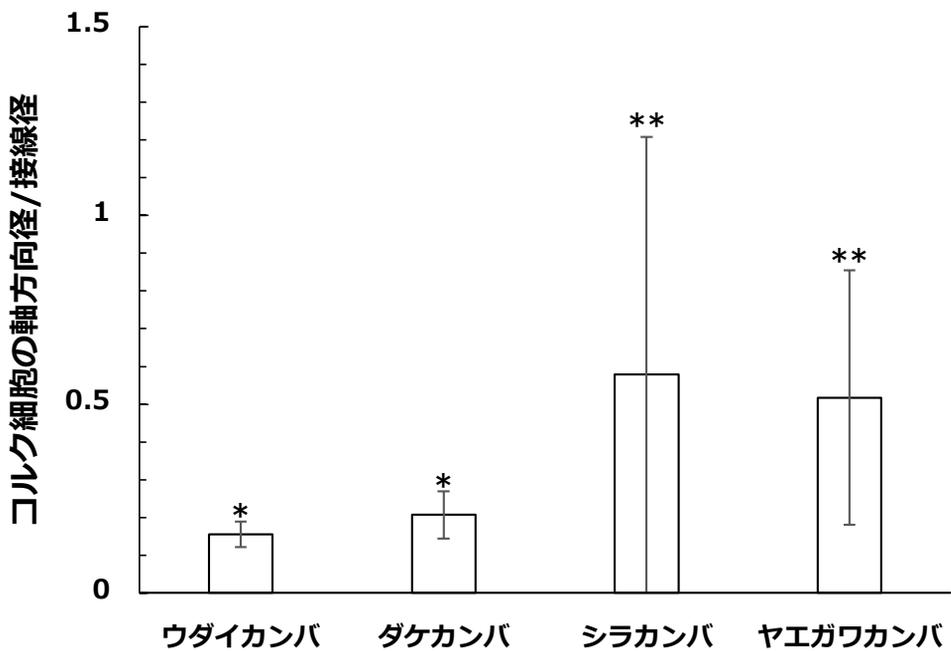


Fig. 2-8 カバノキ属4種の成木幹におけるコルク細胞の軸方向径/接線径の値. 同数のアステリスクは有意差がないことを示す($n=50$, $p<0.05$). エラーバーは標準偏差を示す.

略号一覧

写真内の略号を以下に示した(2～4章に共通)。

Ep : 表皮(Epiderm)

Ph : コルク組織(Phellem)

Pg : コルク形成層(Phellogen)

Pd : コルク皮層(Phelloderm)

Co : 皮層(Cortex)

Sc : スクレレイド(Sclereid)

F : 師部繊維(Phloem Fiber)

P : 師部(Phloem)

X : 木部(Xylem)

N : 平滑部(Normal periderm)

L : 皮目(Lenticel)

FT : filling tissue

CL : closing layer

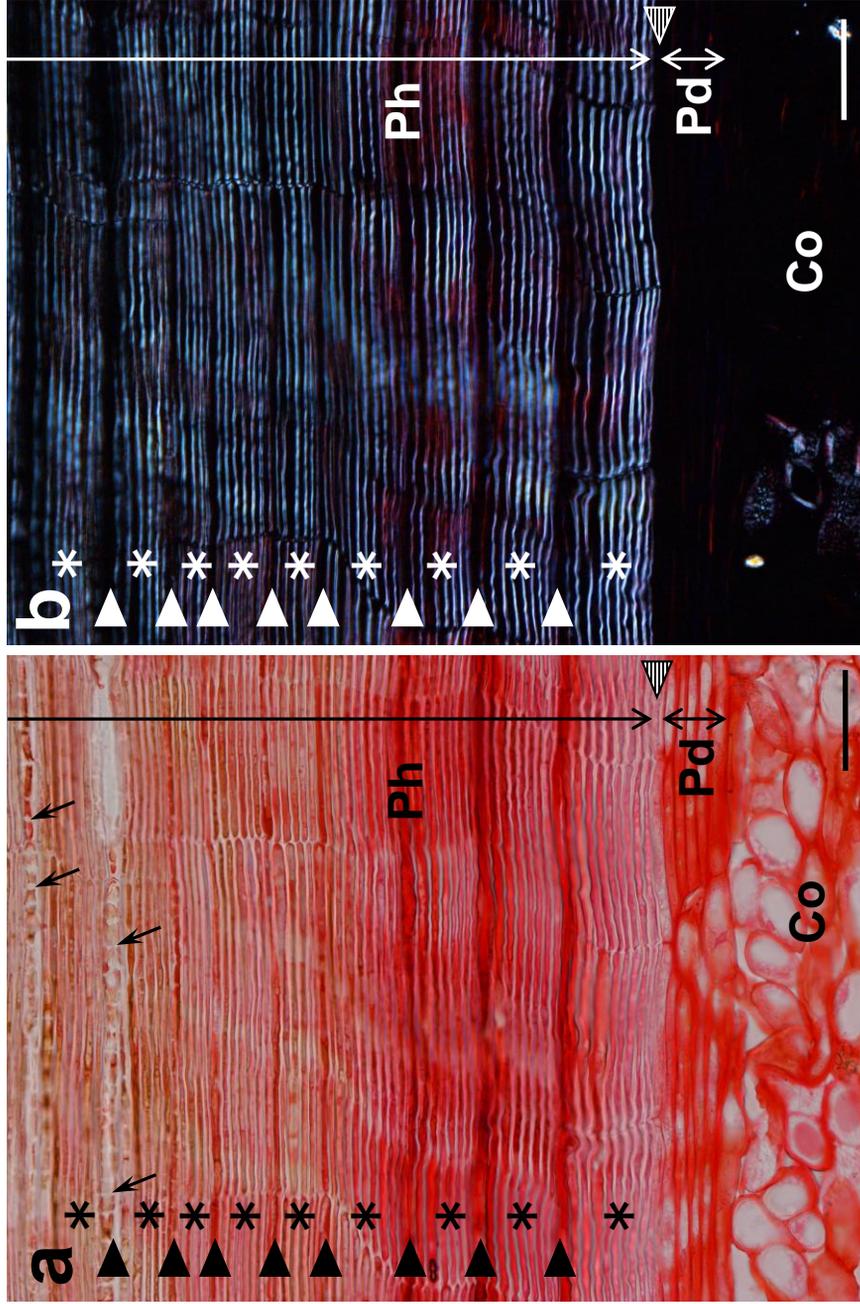


Photo 2-1 ウダイカンバ(2012年10月31日採取, 苫小牧) 成木幹の平滑部の横断面 (a: 明視野像, b: 偏光像). サフラニン染色. 縮矢尻: コルク形成層. アステリスク (*): 厚壁の細胞層. 矢尻: 薄壁の細胞層. 矢印: 細胞内容物の放射割れ. スケールバーは50 μm .

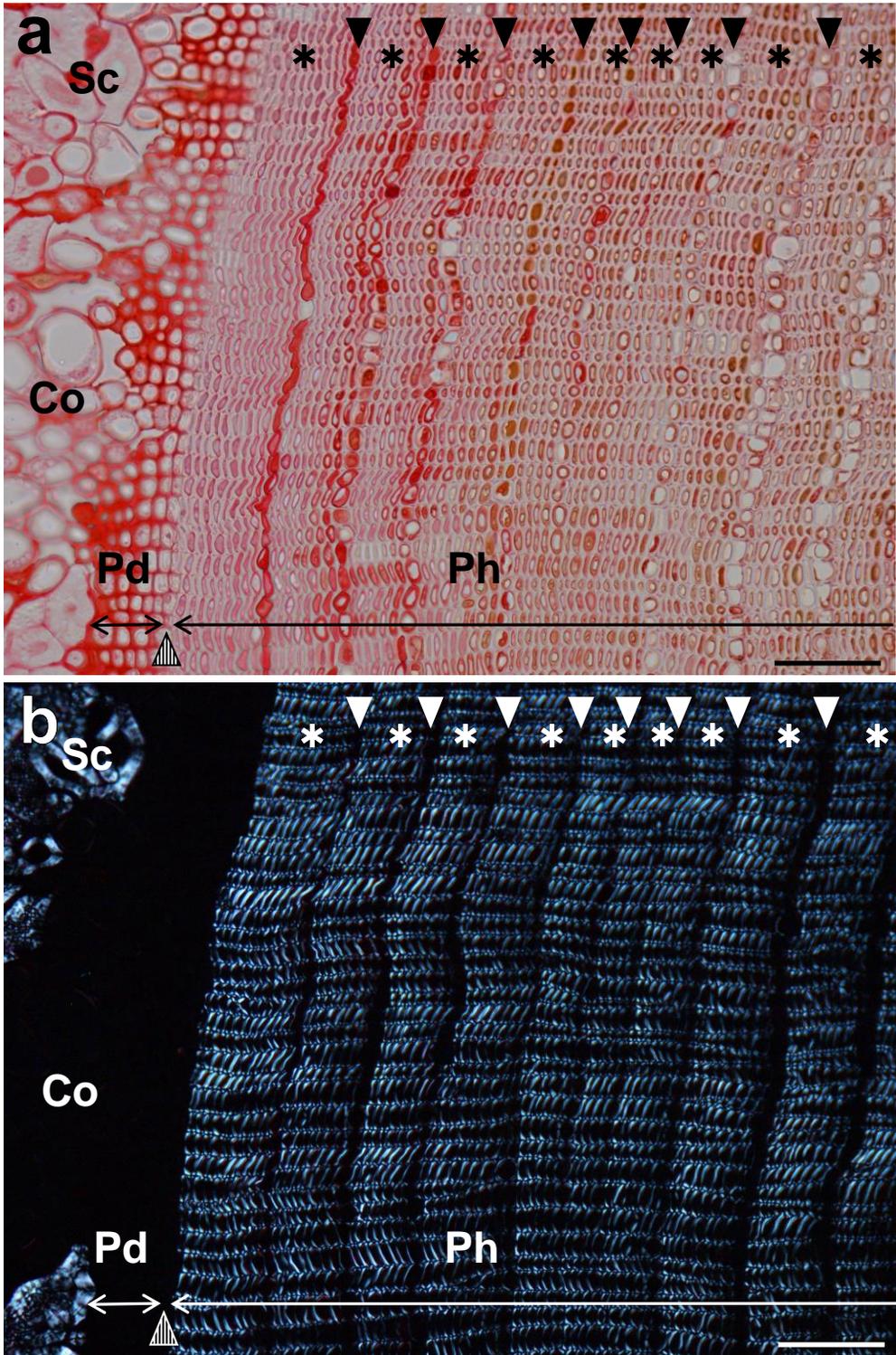


Photo 2-2 ウダイカンバ(2012年10月31日採取, 苫小牧)成木幹の平滑部の放射断面 (a: 明視野像, b: 偏光像). サフランニン染色. 縞矢尻: コルク形成層. アステリスク(*): 厚壁の細胞層. 矢尻: 薄壁の細胞層. スケールバーは50 μm .

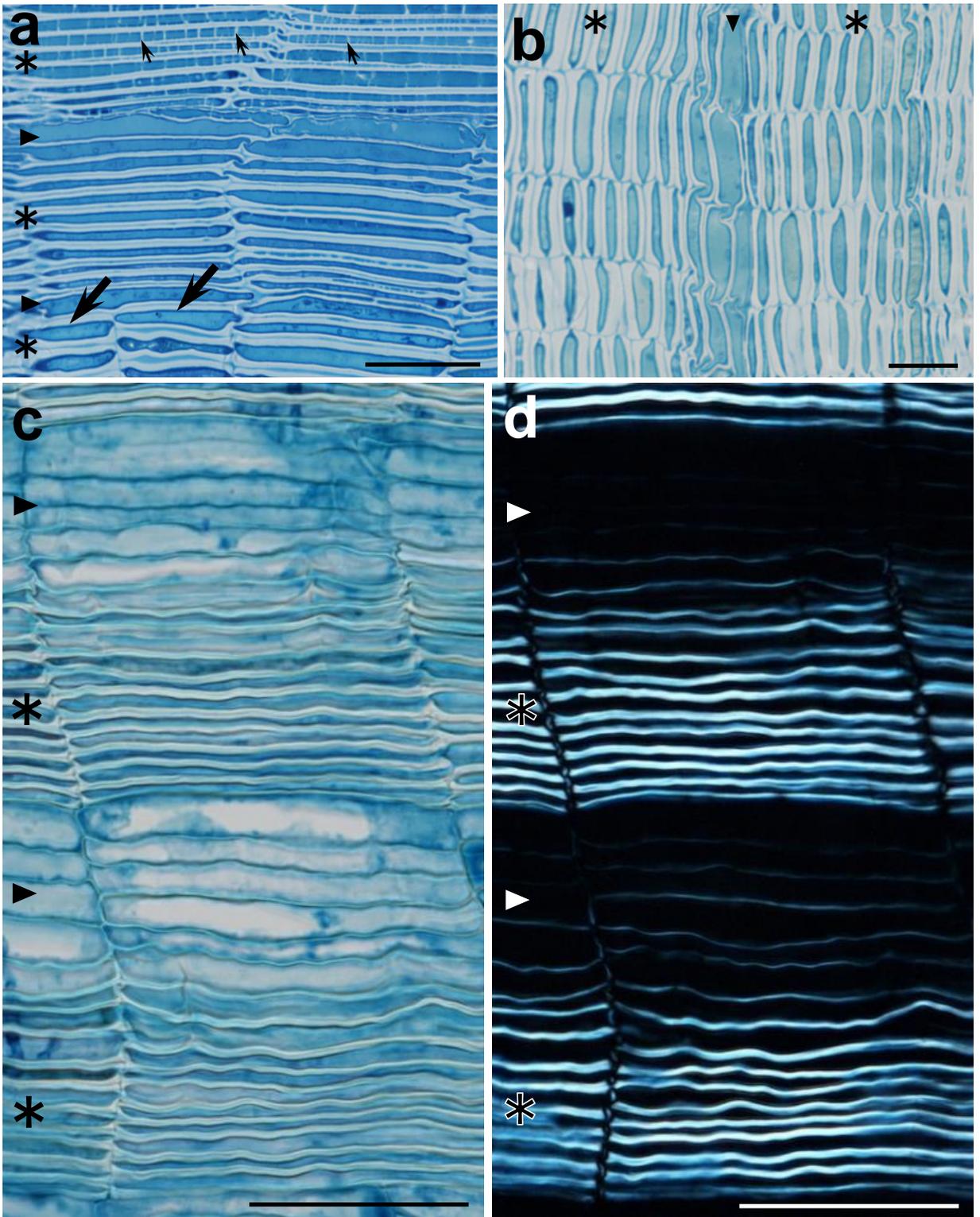


Photo 2-3 ウダイカンバ(2013年10月31日採取, 札幌) 5年生枝の平滑部コルク組織の横断面(a)および放射断面 (b)と、ウダイカンバ(2016年7月27日採取、天塩)幹のコルク組織の横断面の明視野像(c)と偏光像(d). トルイジンブルー染色. アステリスク(*): 厚壁の細胞層. 矢尻: 薄壁の細胞層. 大矢印: コルク形成層細胞の垂層分裂の直後に形成されたコルク細胞. 小矢印: 細胞内容物の放射割れ. スケールバーは20 μm (a), 10 μm (b), 50 μm (c, d).

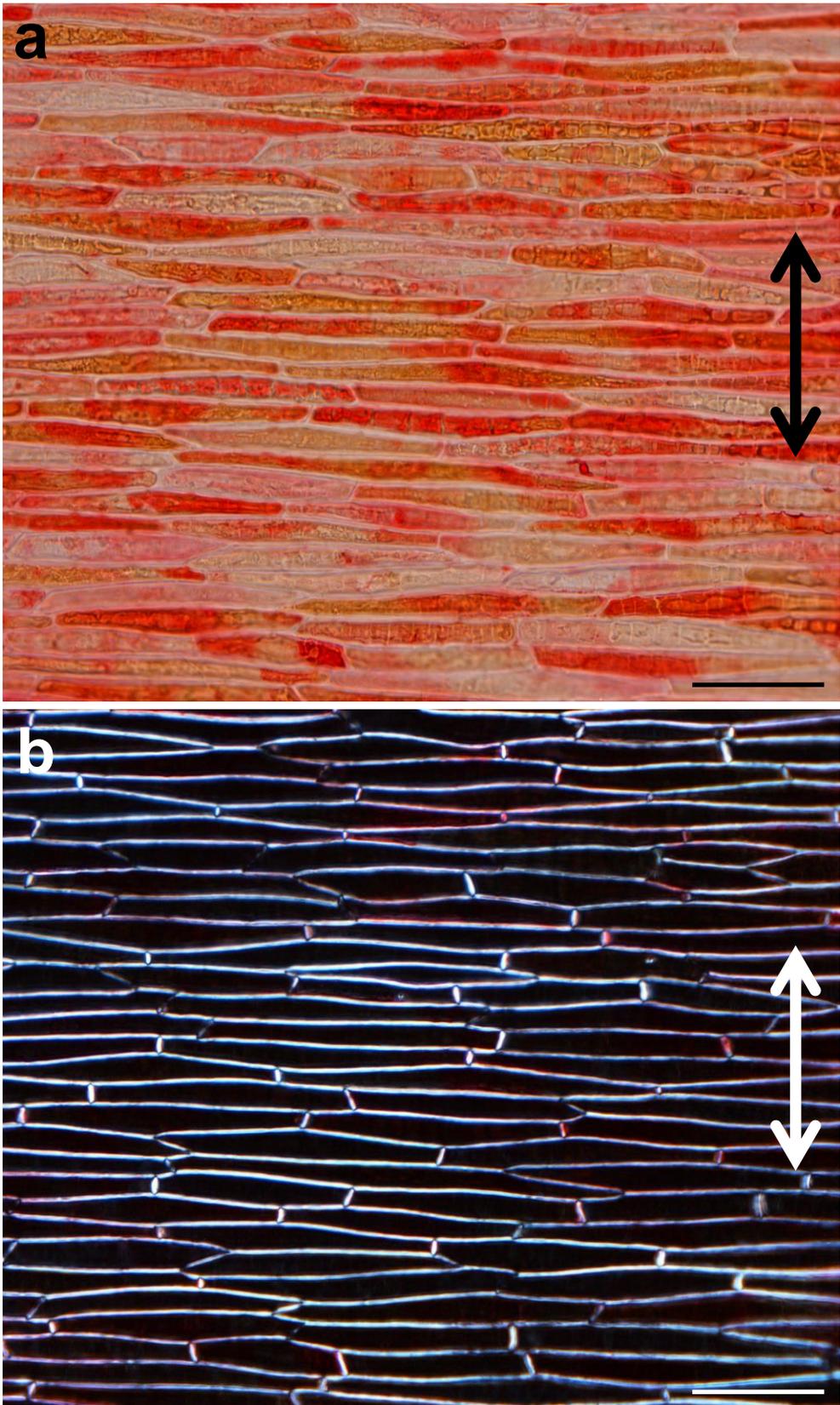


Photo 2-4 ウダイカンバ(2012年10月31日採取, 苫小牧)成木幹の平滑部における厚壁の細胞層の接線断面 (a: 明視野像, b: 偏光像). サフランイン染色. 両矢尻: 軸方向. スケールバーは50 μm .

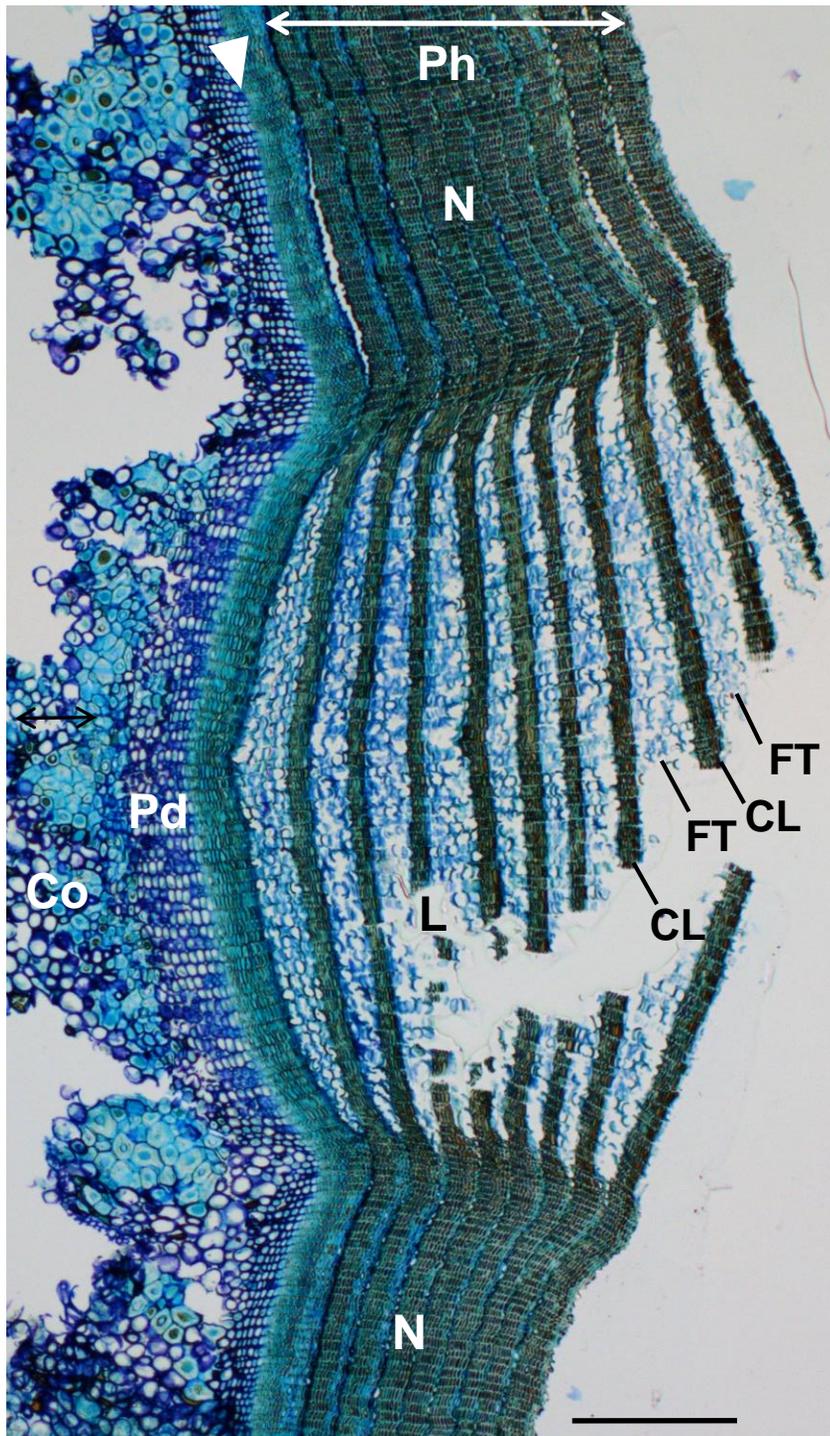


Photo 2-5 ウダイカンバ(2012年10月31日採取, 苫小牧)成木幹の平滑部および皮目の放射断面. トルイジンブルー染色. 矢尻: コルク形成層. スケールバーは200 μm .

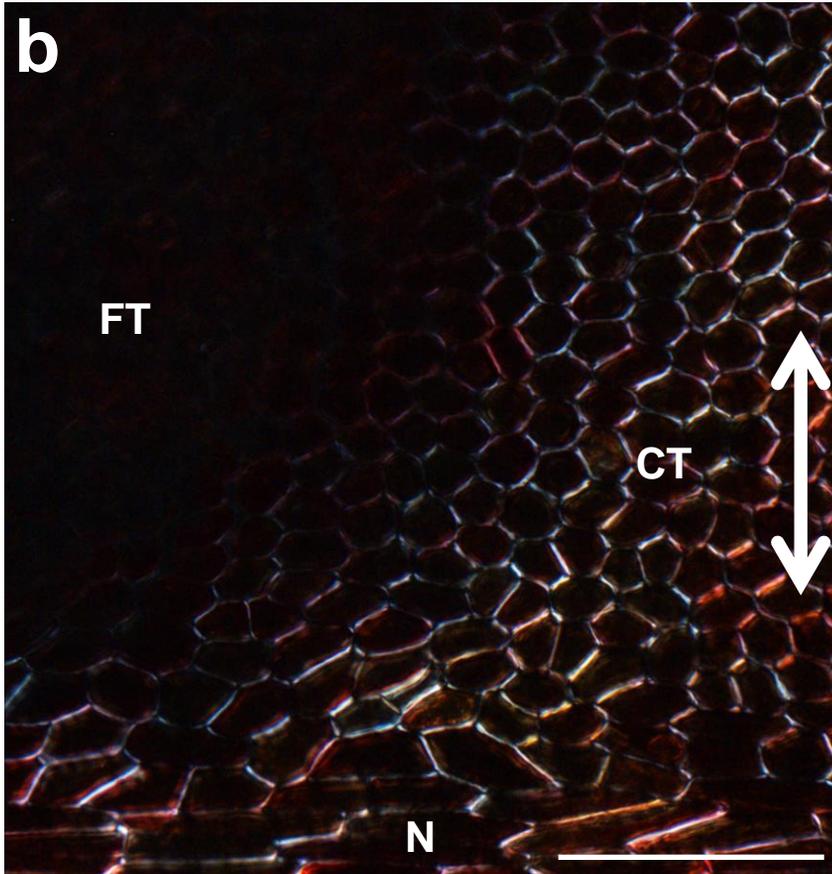
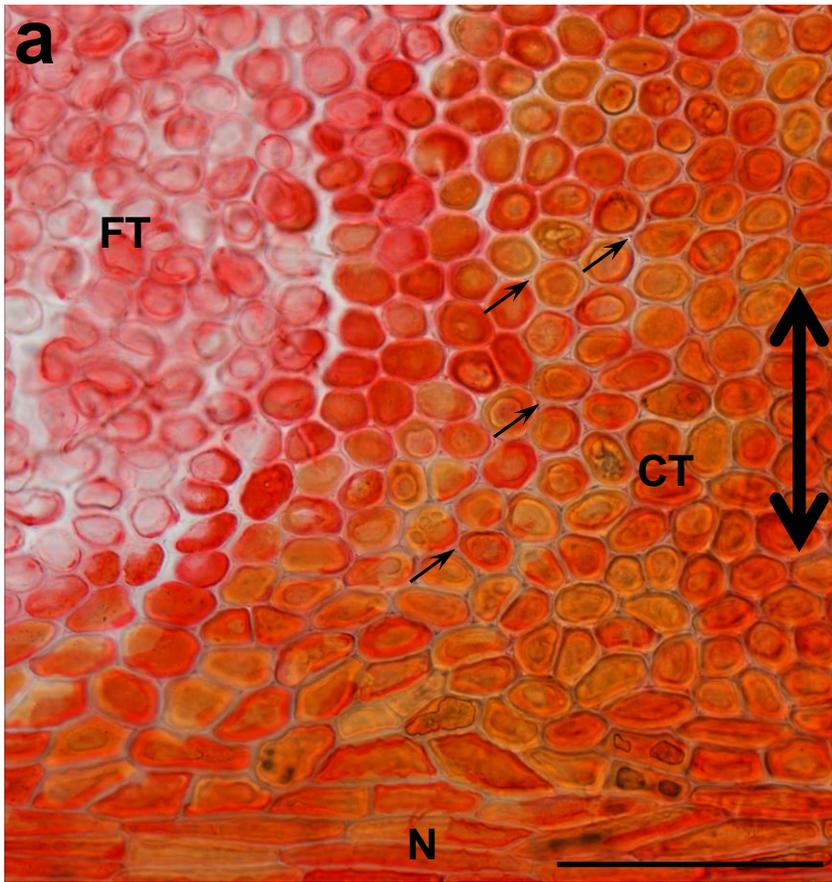


Photo 2-6 ウダイカンバ(2012年10月31日採取, 苫小牧)成木幹の皮目と平滑部の境界部の接線断面(a: 明視野像, b: 偏光像). サフラニン染色. 矢印: 細胞間隙. 両矢印: 軸方向. スケールバーは100 μm .

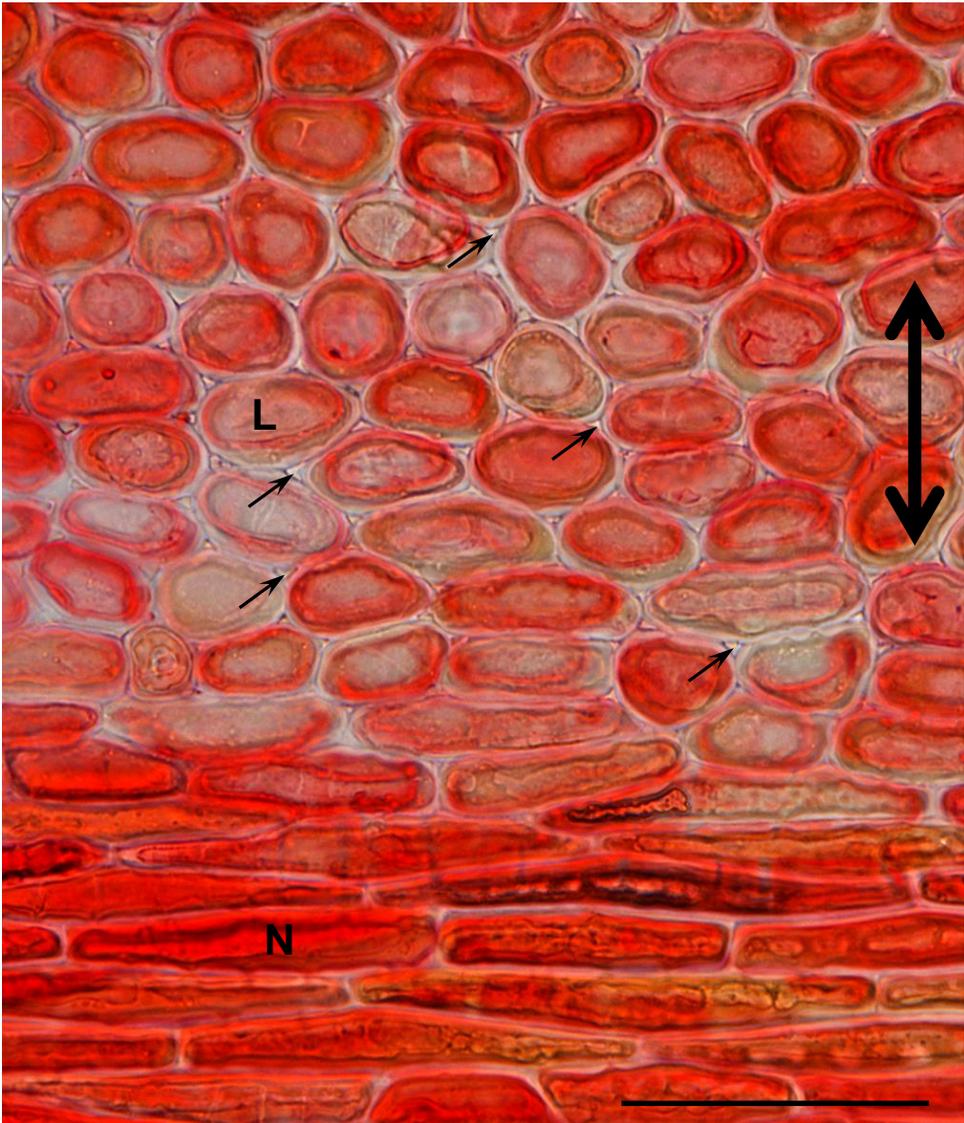


Photo 2-7 ウダイカンバ(2012年10月31日採取, 苫小牧)成木幹の皮目と平滑部の境界部の接線断面. サフラニン染色. 矢印:細胞間隙. 両矢印:軸方向. スケールバーは50 μm .

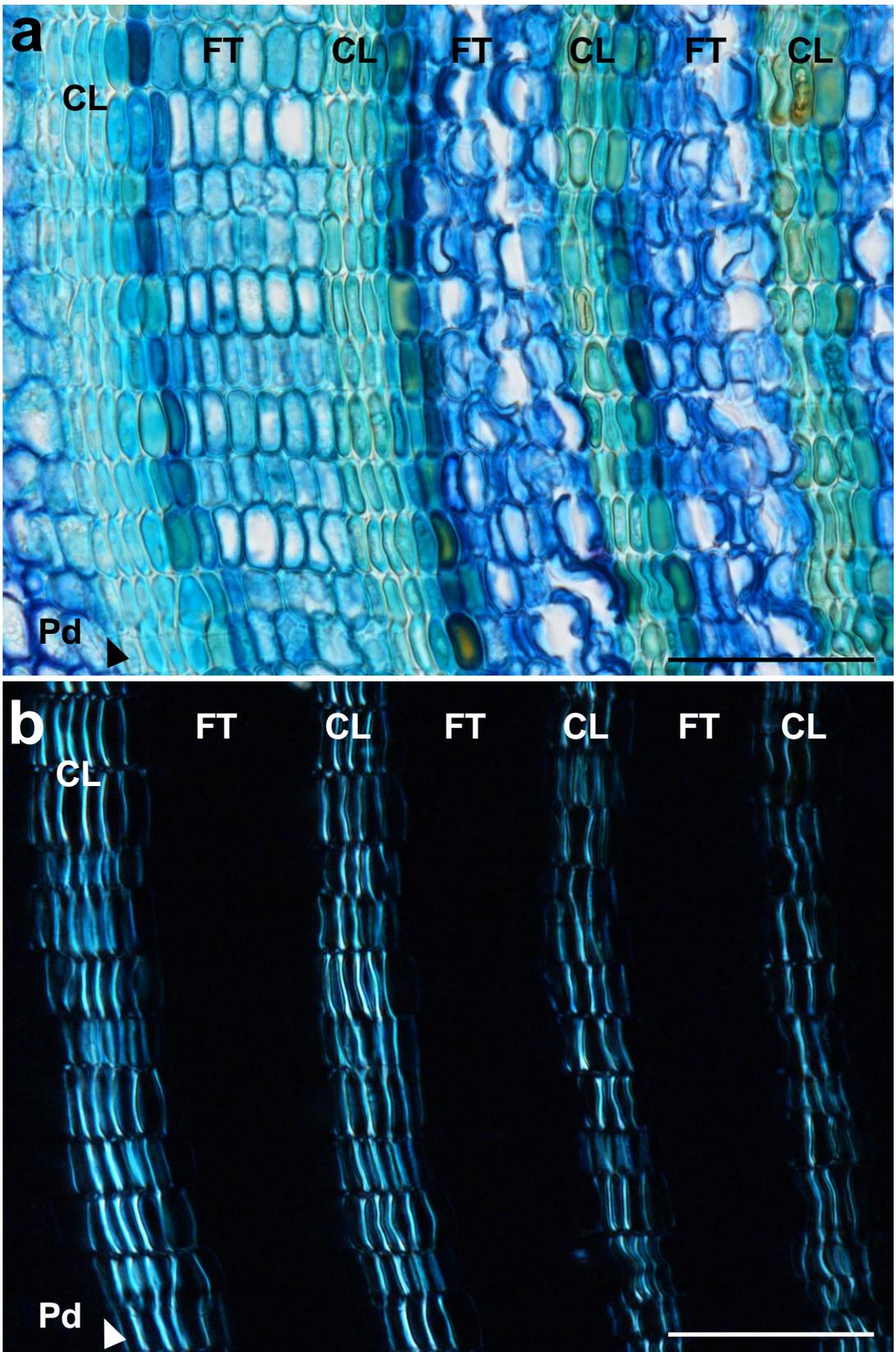


Photo 2-8 ウダイカンバ(2012年10月31日採取, 苫小牧)成木幹の皮目の放射断面 (a: 明視野像, b: 偏光像). トルイジンブルー染色. 矢尻: コルク形成層. スケールバーは50 μm .

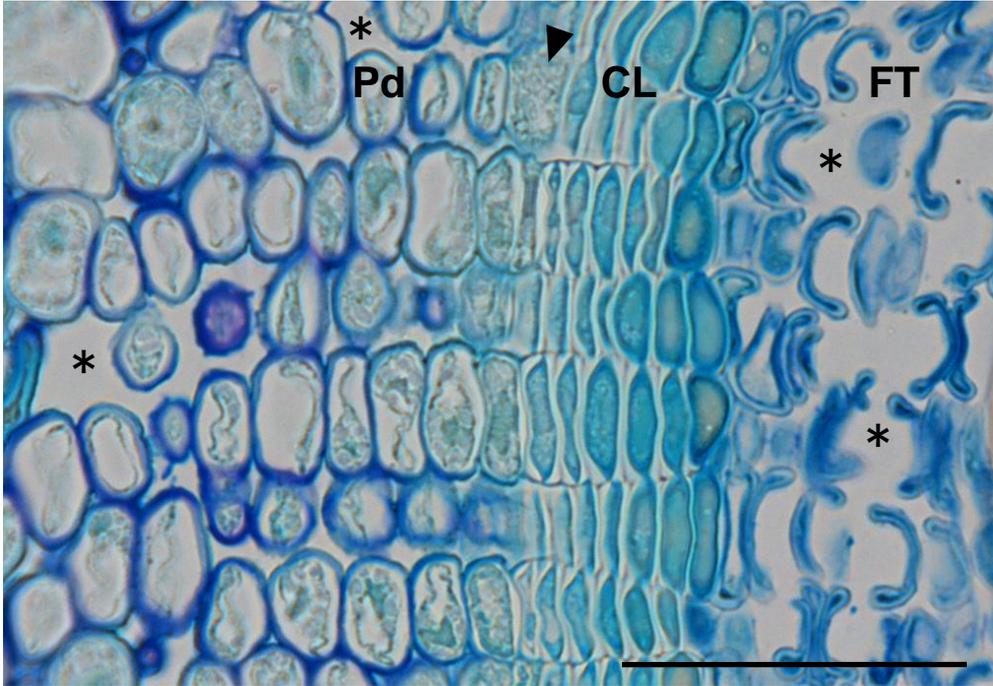


Photo 2-9 ウダイカンバ(2012年10月31日採取, 苫小牧)成木幹の皮目の放射断面. トルイジンブルー染色. 矢尻: コルク形成層. アステリスク: 細胞間隙. スケールバーは50 μm .

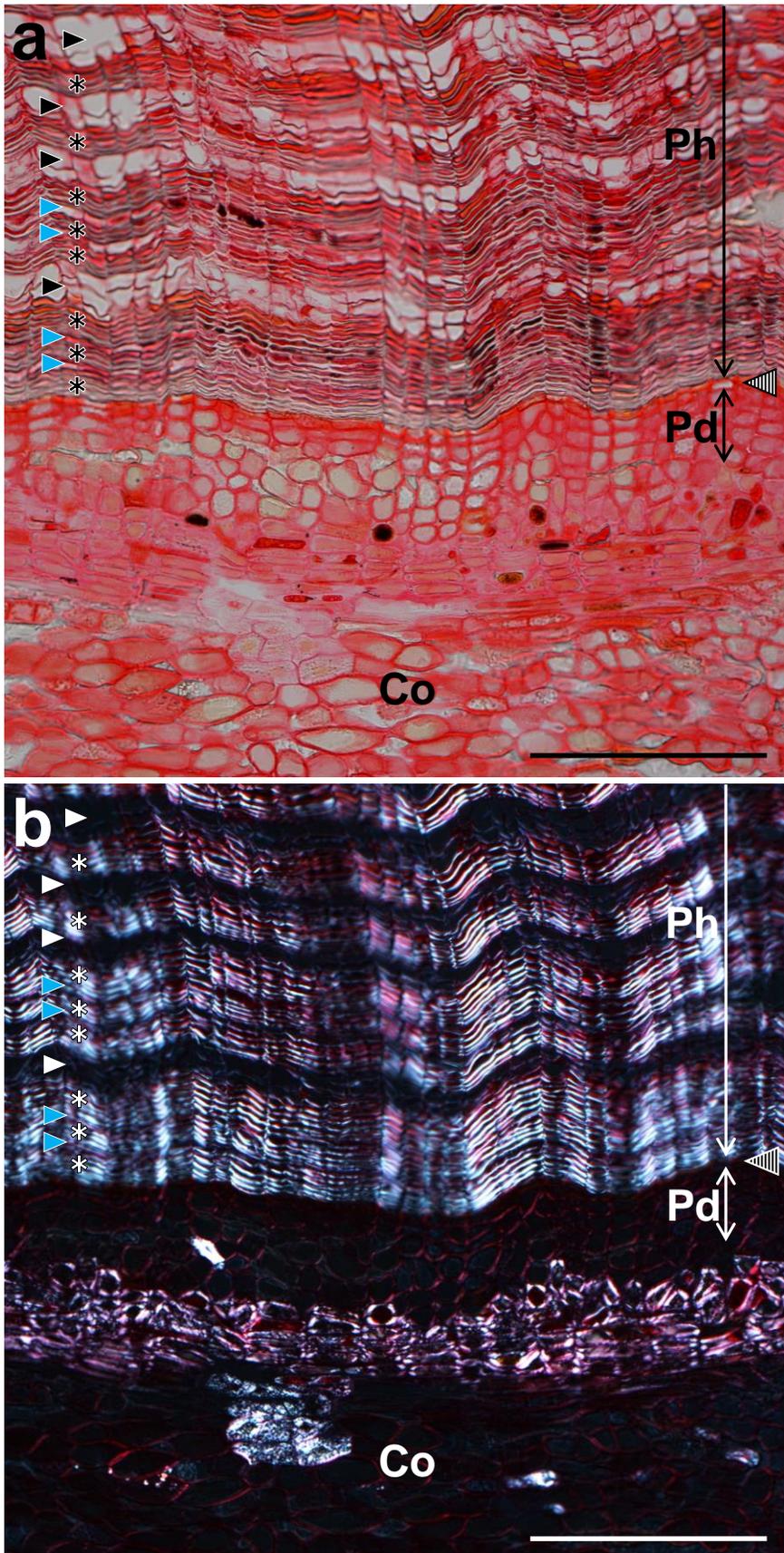


Photo 2-10 シラカンバ (2013年6月21日採取, 苫小牧) 成木幹の平滑部の横断面 (a: 明視野像, b: 偏光像). サフラニン染色. 縦縞矢尻: コルク形成層. アステリスク(*): 厚壁の細胞層. 矢尻: 薄壁の細胞層. 青矢尻: 内容物を保持した薄壁の細胞から成る層. スケールバーは200 μm .

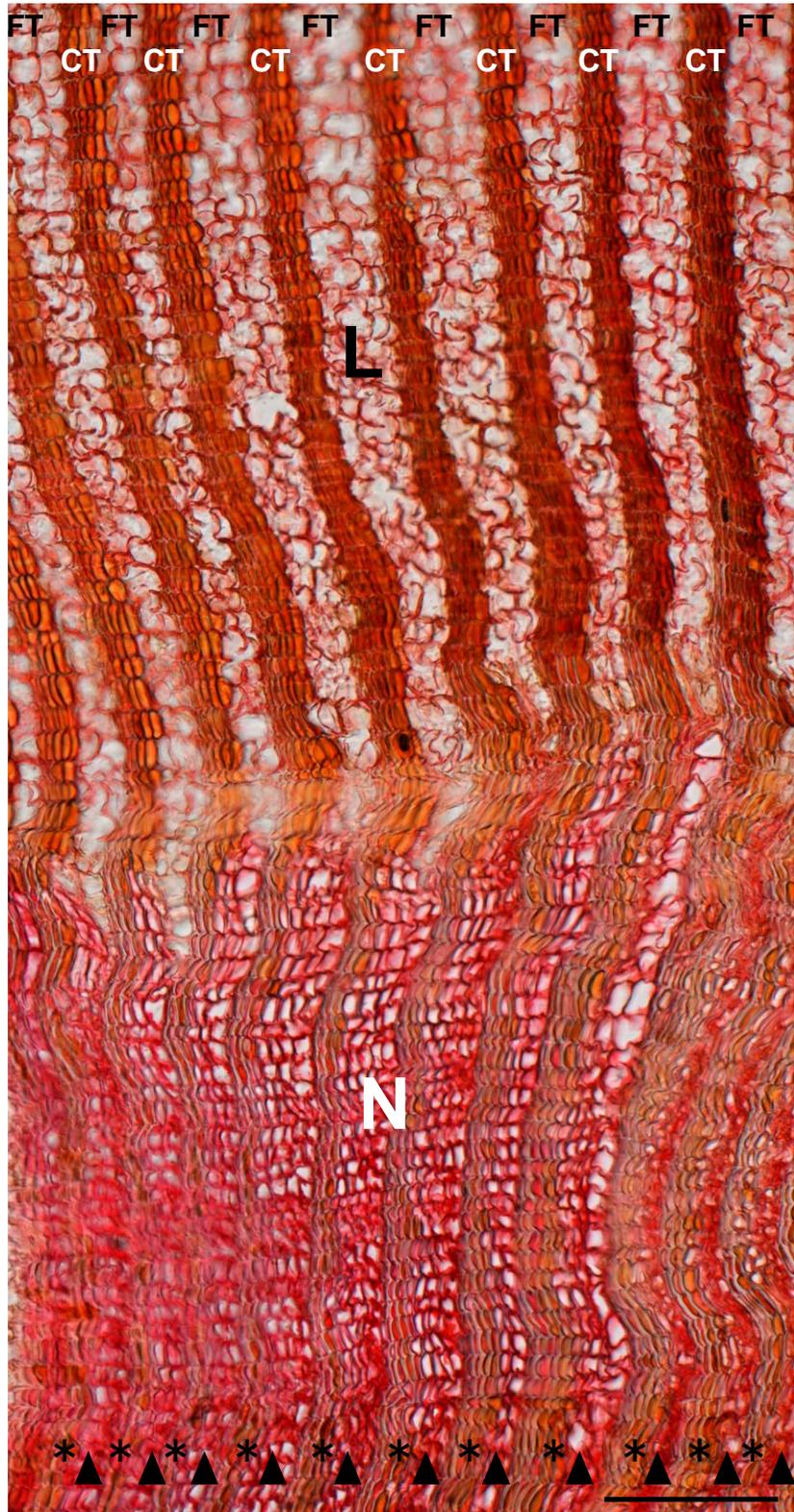


Photo 2-11 シラカンバ (2013年6月21日採取, 苫小牧) 成木幹の平滑部と皮目の境界の放射断面. サフラニン染色. アステリスク(*): 厚壁の細胞層. 矢尻: 薄壁の細胞層. スケールバーは100 μm .

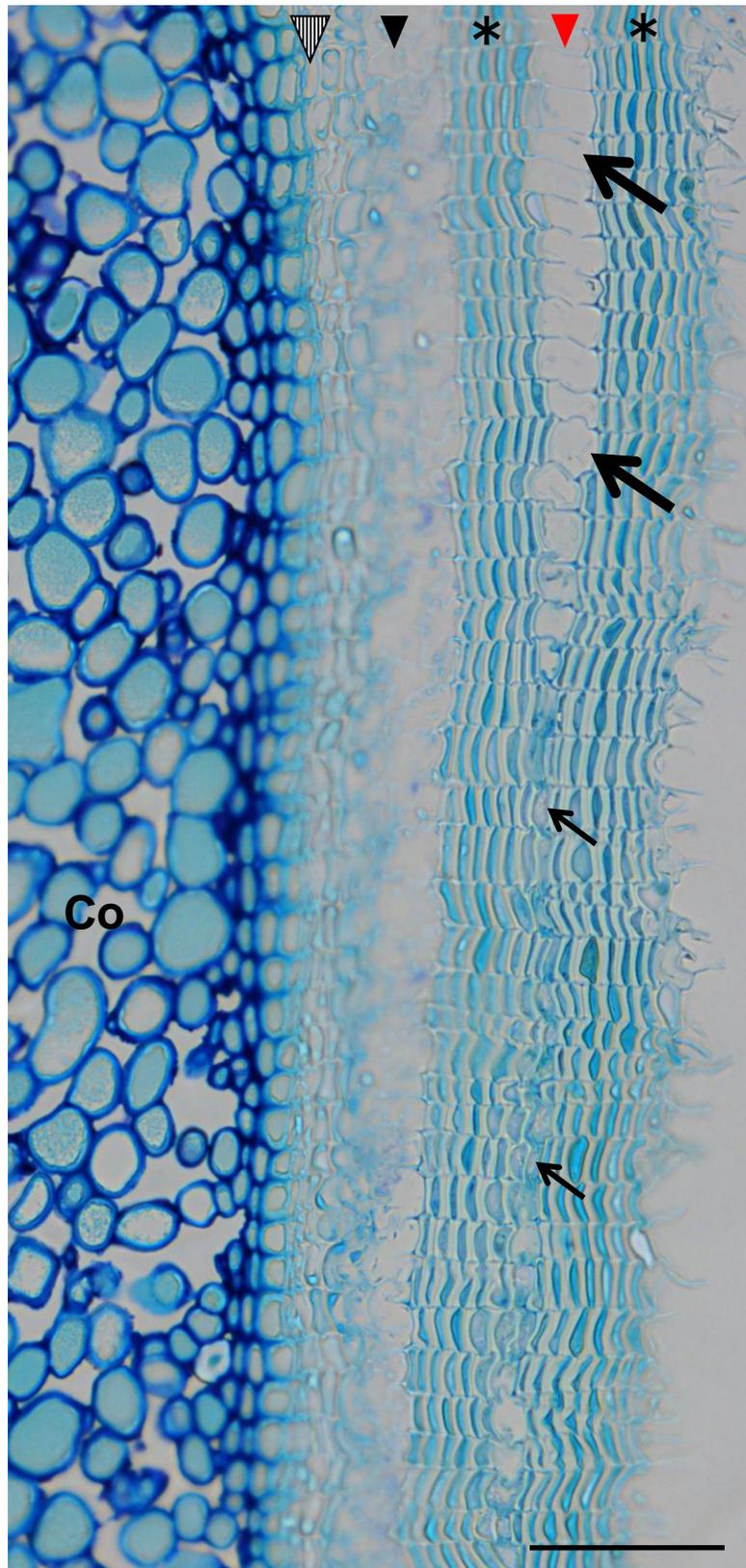


Photo 2-12 シラカンバ（2015年6月26日採取，札幌）成木幹の平滑部の放射断面．試料作製過程に薄壁の細胞層から剥離しかけたコルク組織．トルイジンブルー染色．縦縞矢尻：コルク形成層．アステリスク（*）：厚壁の細胞層．矢尻：薄壁の細胞層．赤矢尻：剥離が起りかけている薄壁の細胞層．大矢印：細胞内容物が抜けている薄壁のコルク細胞．小矢印：細胞内容物を保持している薄壁のコルク細胞．スケールバーは50 μm ．

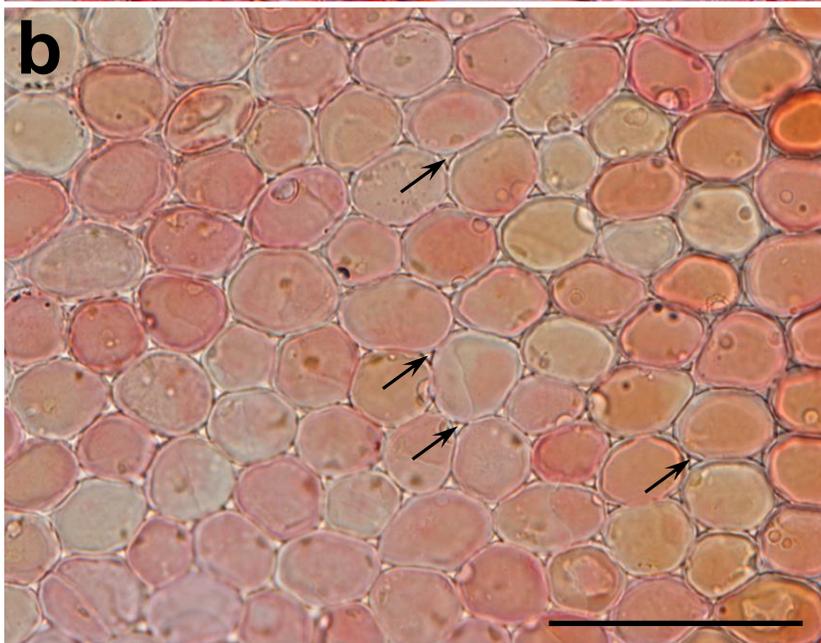


Photo 2-13 シラカンバ (2013年6月21日採取, 苫小牧) 成木幹の平滑部(a)と皮目のclosing layer(b)の接線断面. サフラニン染色. 矢印: 細胞間隙. スケールバーは50 μm .

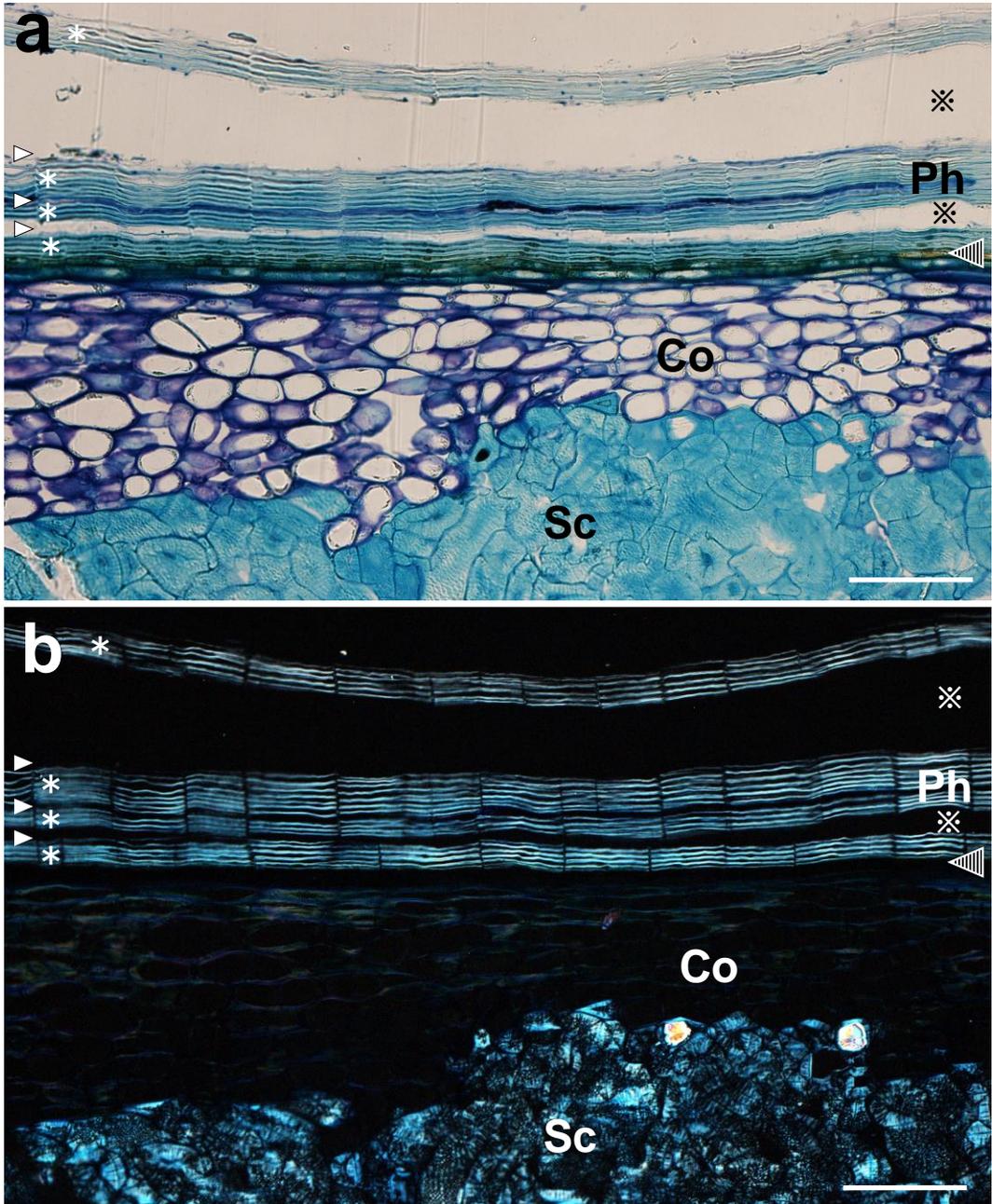


Photo 2-14 ダケカンバ (2016年7月27日採取, 天塩) 成木幹の平滑部の横断面 (a: 明視野像, b: 偏光像). トルイジンブルー染色. 縞矢尻: コルク形成層. アステリスク(*): 厚壁の細胞層. 矢尻: 薄壁の細胞層. ※: 試料作製過程で生じた剥離. スケールバーは100 μm .

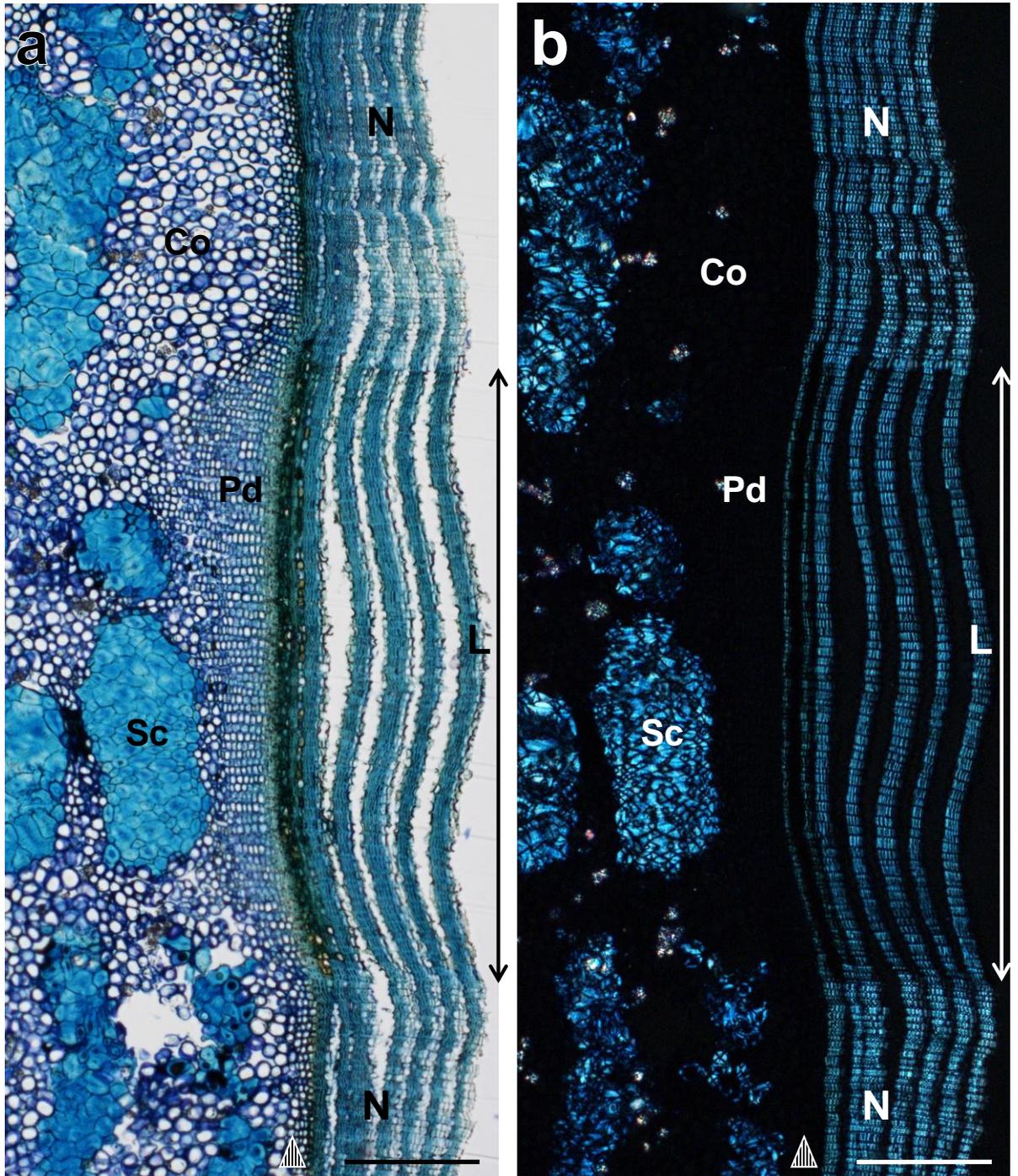


Photo 2-15 ダケカンバ (2016年7月27日採取, 天塩) 成木幹の平滑部および皮目の放射断面 (a: 明視野像, b: 偏光像). トルイジンブルー染色. 縞矢尻: コルク形成層. アステリスク (*): 厚壁の細胞層. 矢尻: 薄壁の細胞層. スケールバーは200 μm .

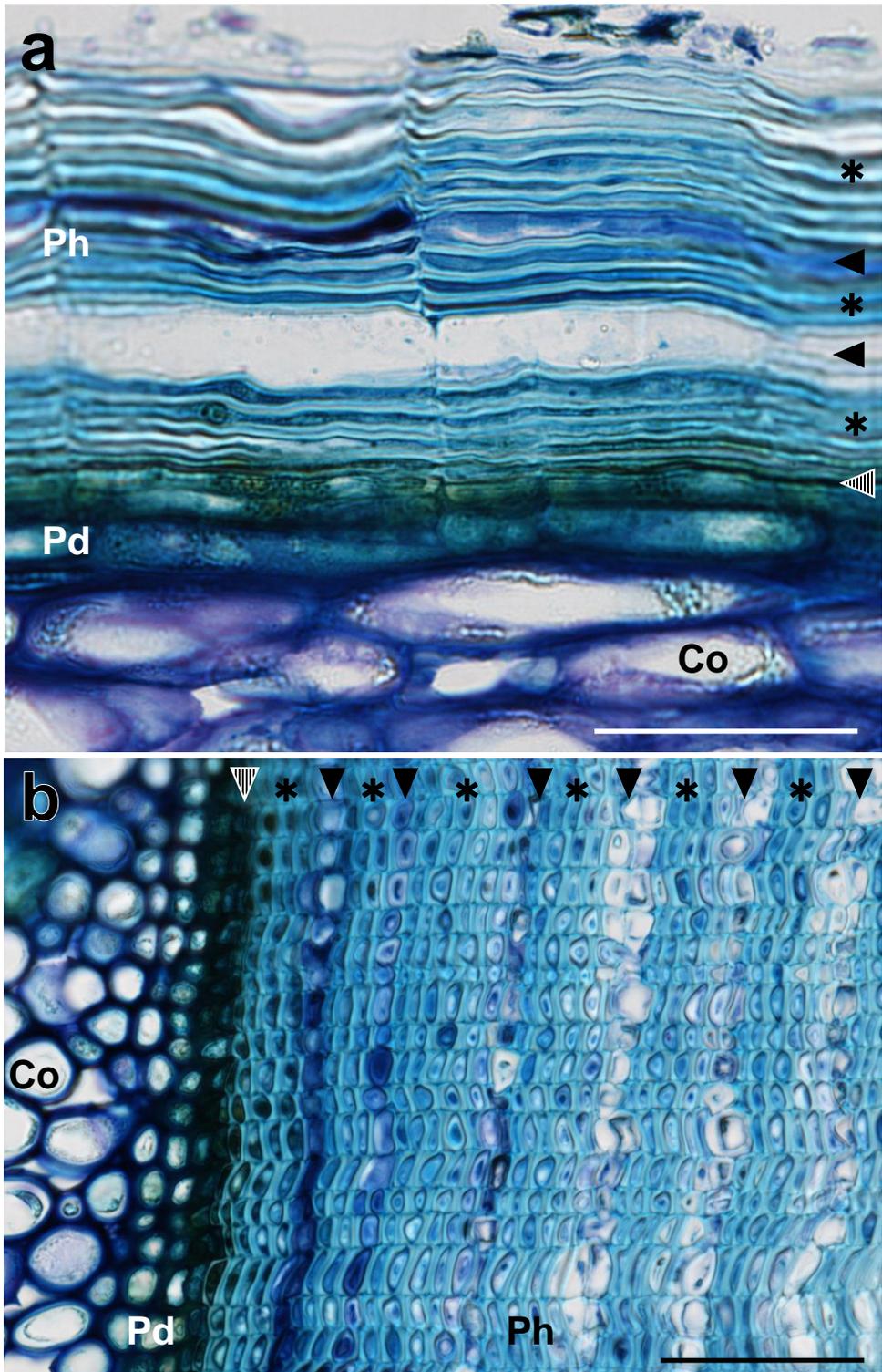


Photo 2-16 ダケカンバ (2016年7月27日採取, 天塩) 成木幹の平滑部の横断面(a)および放射断面(b). トルイジンプルー染色. 縞矢尻: コルク形成層. アステリスク(*): 厚壁の細胞層. 矢尻: 薄壁の細胞層. スケールバーは50 μm .

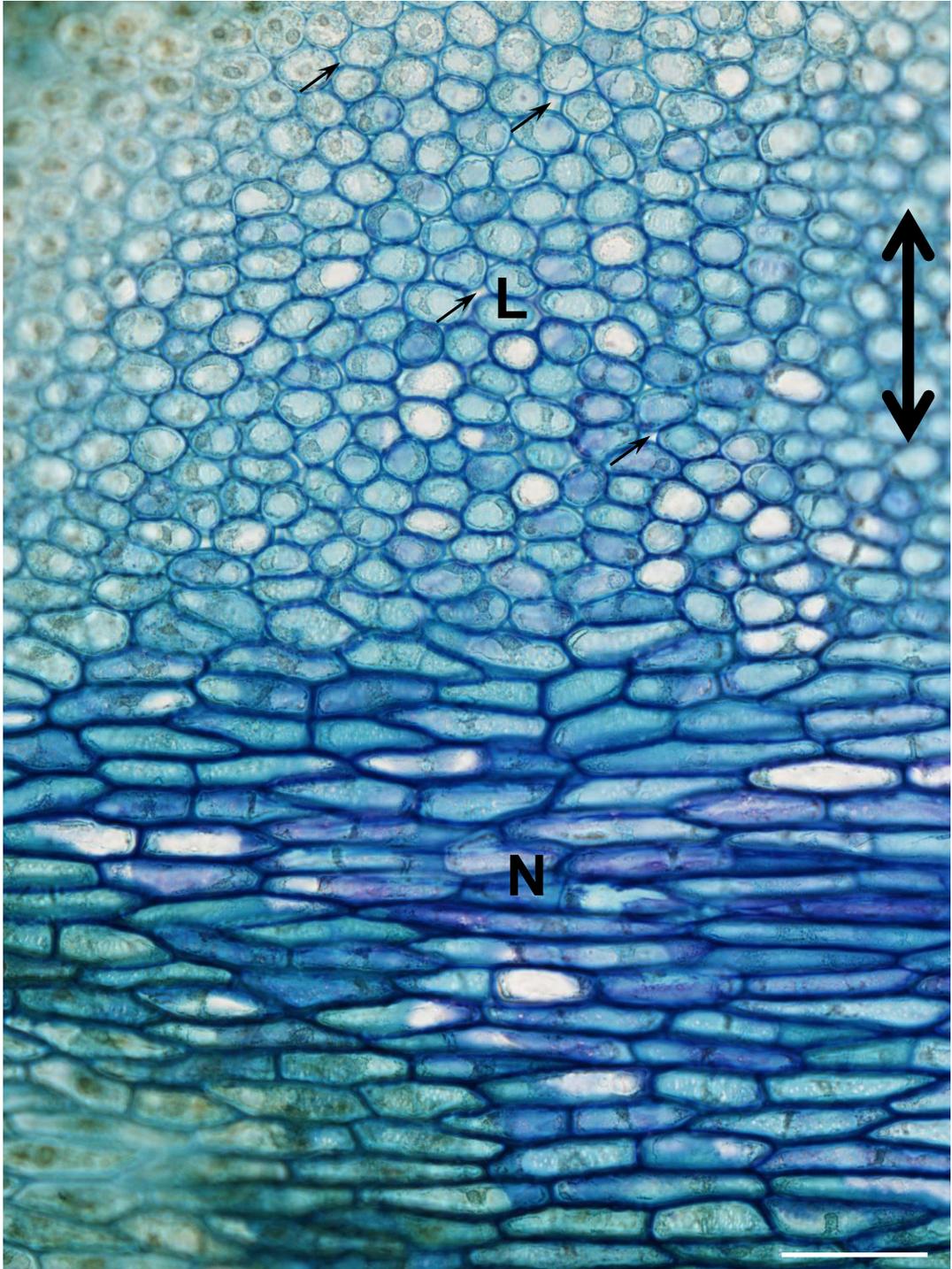


Photo 2-17 ダケカンバ（2016年7月27日採取，天塩）成木幹の平滑部と皮目の境界の接線断面．トルイジンブルー染色．矢印：細胞間隙．両矢印：軸方向．スケールバーは50 μm ．

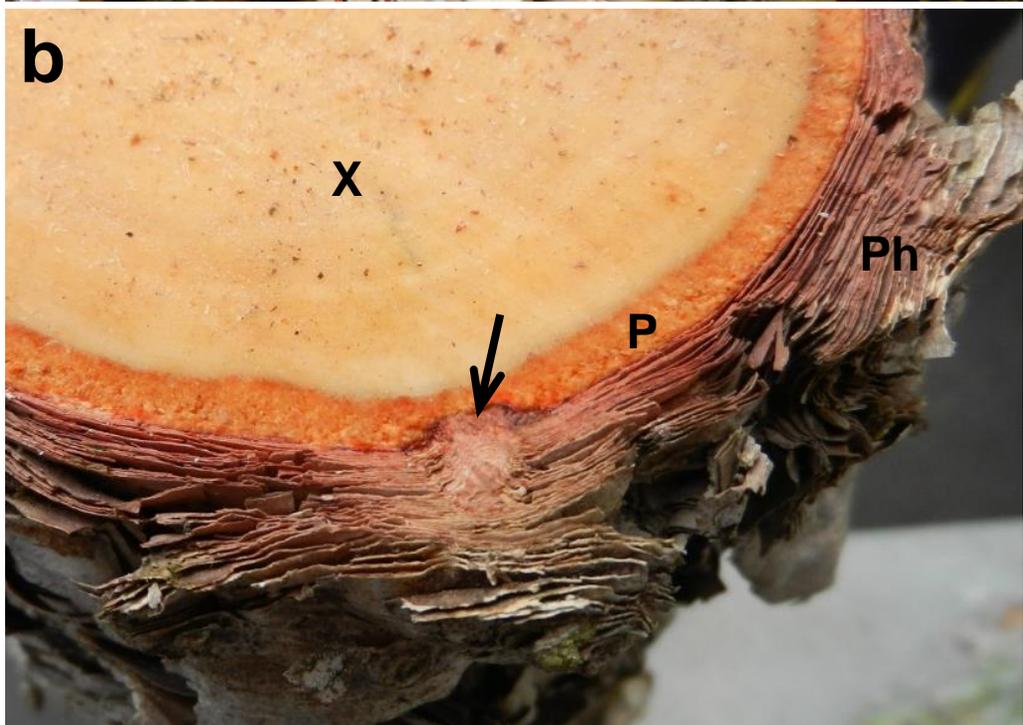
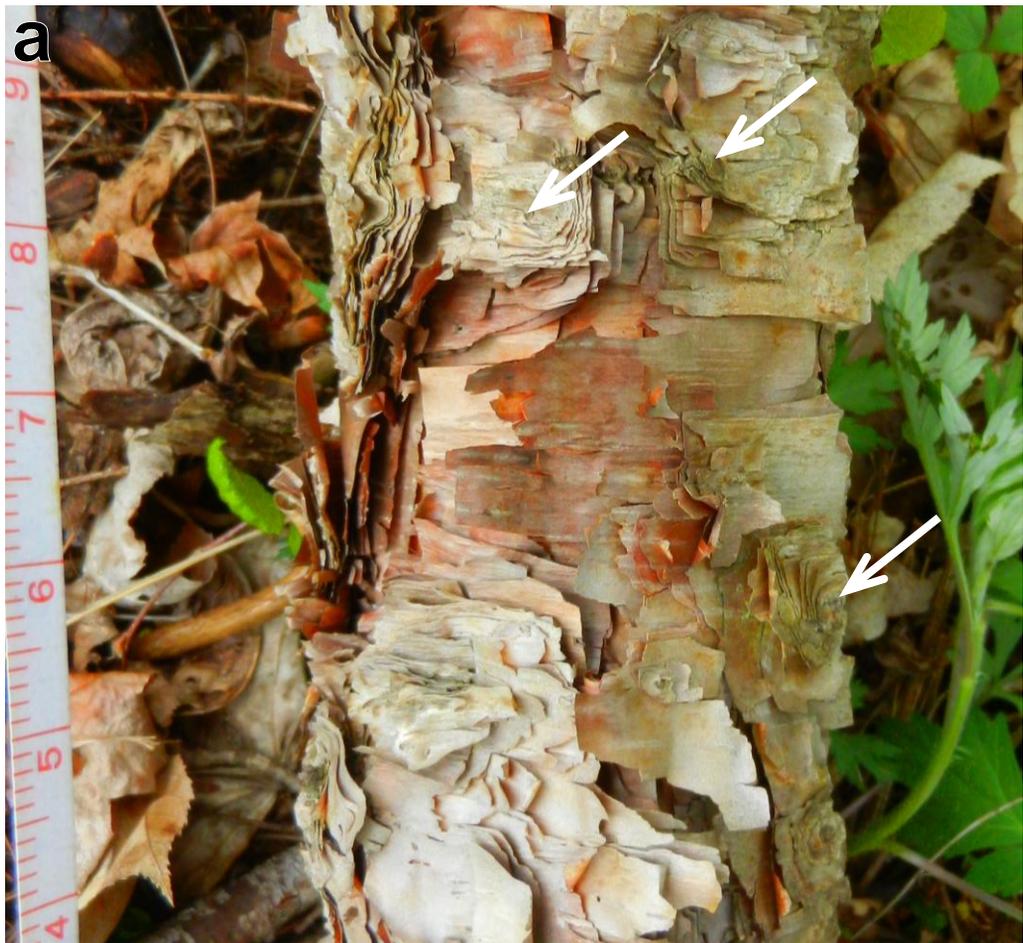


Photo 2-18 ヤエガワカンバ (2015年5月15日採取、足寄) の幹の外観(a)と幹の断面(b). 矢印：鋌状組織.

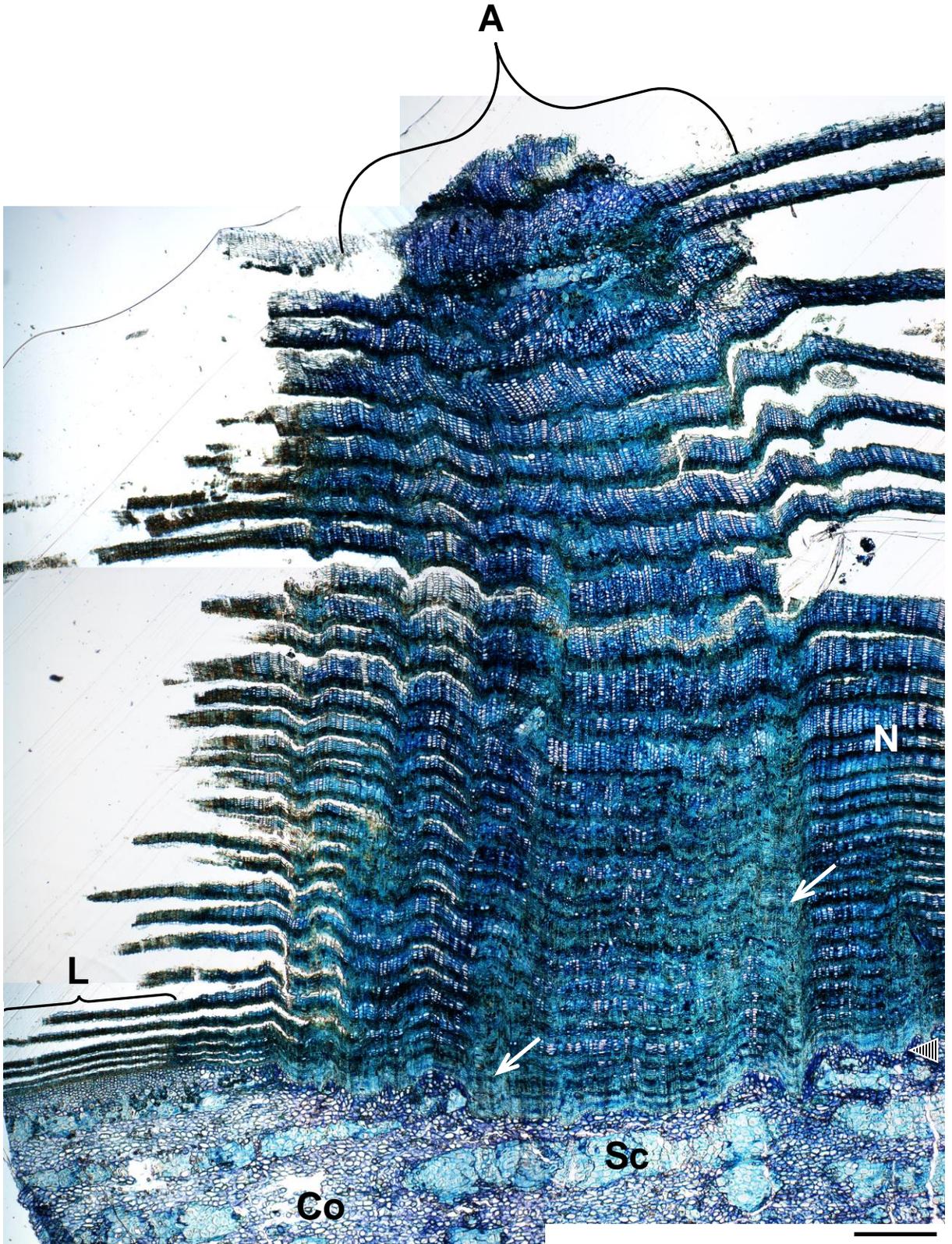


Photo 2-19 ヤエガワカンバ（2015年5月15日採取，足寄）成木幹の平滑部，鋸状組織，皮目を含む横断面．トルイジンブルー染色．A：鋸状組織．縮矢尻：コルク形成層．矢印：放射方向に連なる鋸状組織の厚壁の細胞群．スケールバーは500 μm ．

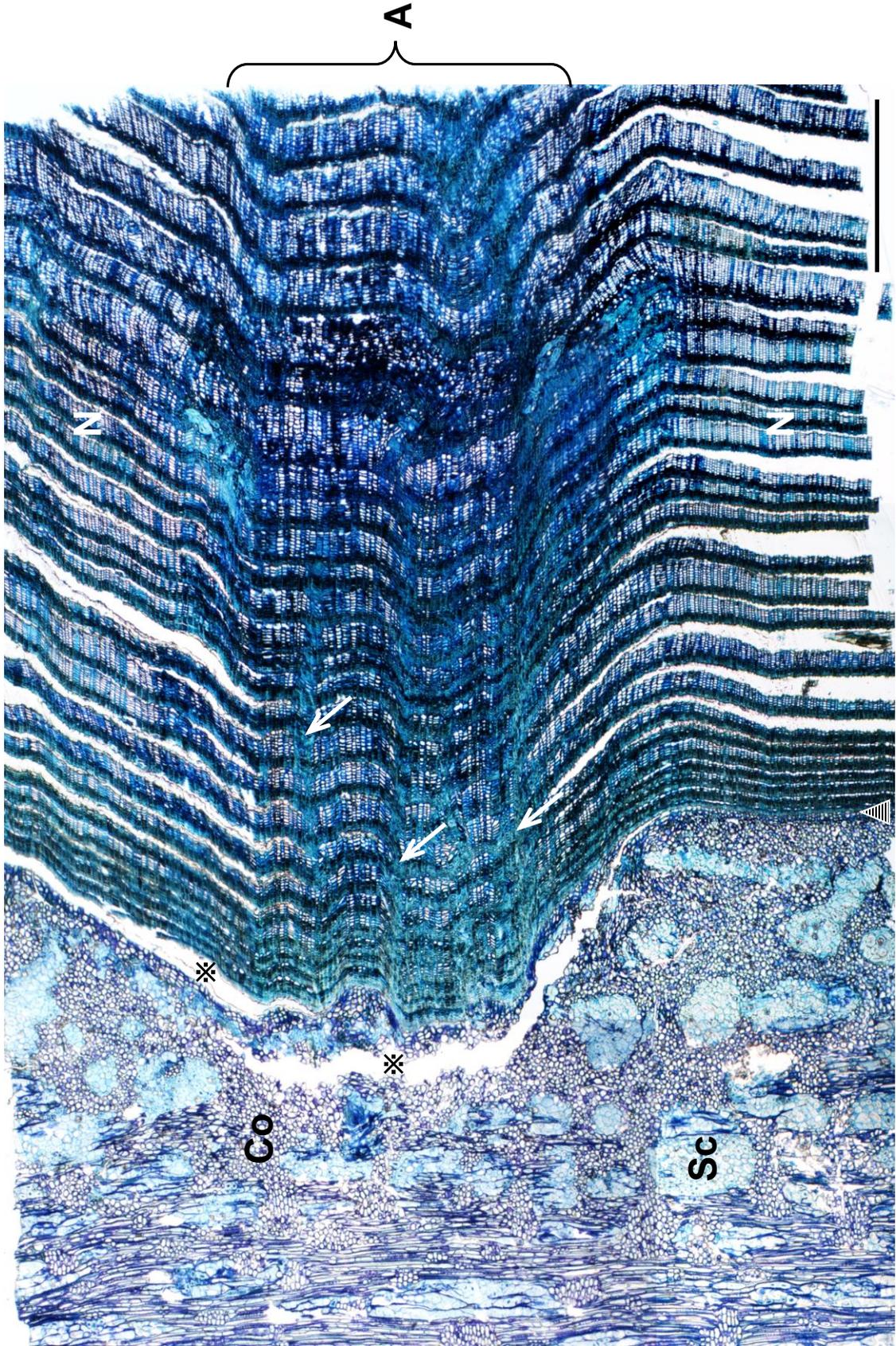


Photo 2-20 ヤエガワカンバ (2015年5月15日採取, 足寄) 成木幹の平滑部, 鋳状組織を含む放射断面. トルイジンブルー染色. A: 鋳状組織. 縞矢尻: コルク形成層. 矢印: 放射方向に連なる鋳状組織のスクレレイド様の細胞群.
 ※: 試料作製過程で生じた剥離. スケールバーは500 μm .

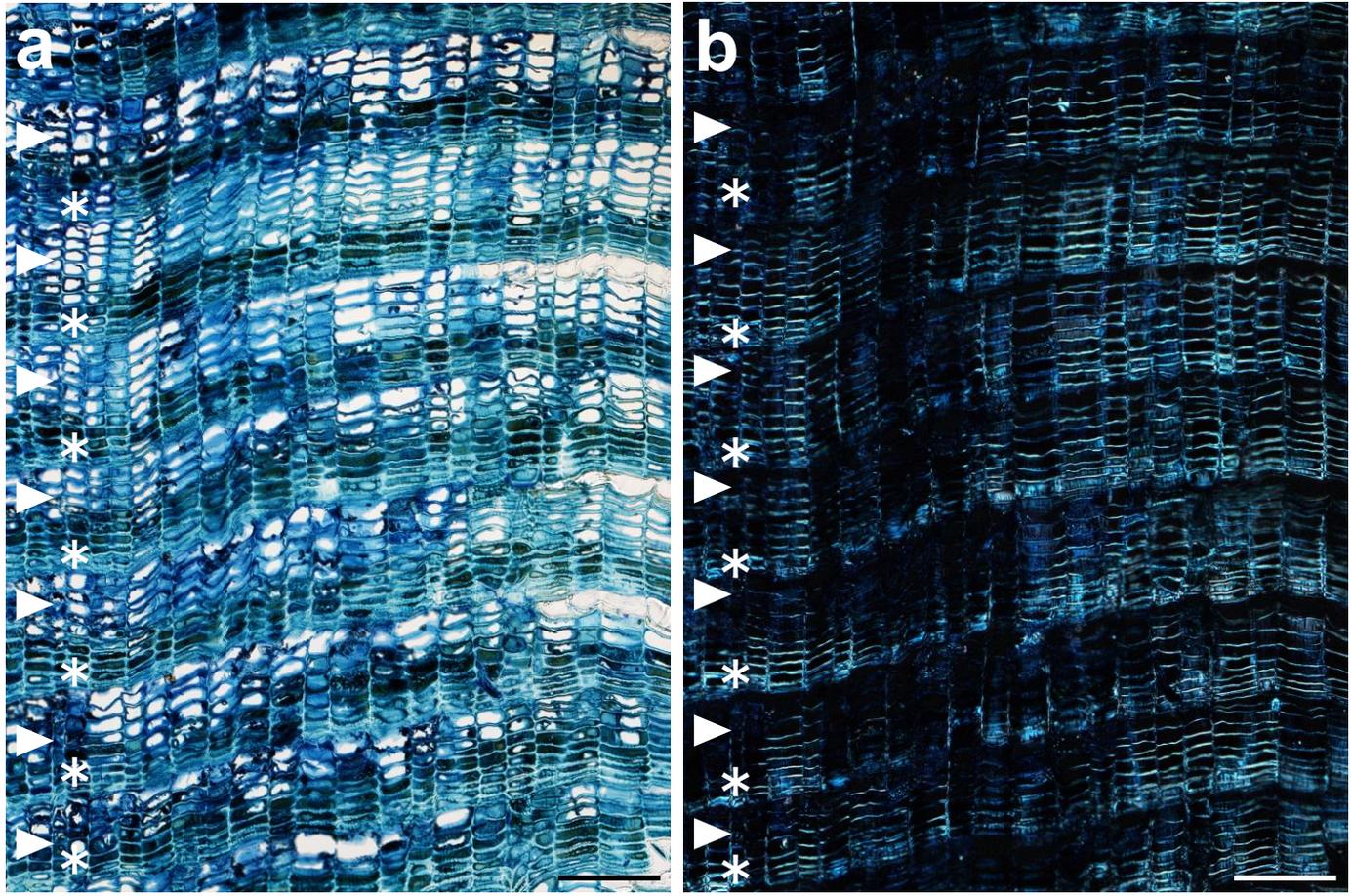


Photo 2-21 ヤエガワカンバ (2015年5月15日採取, 足寄) 成木幹の平滑部の横断面. (a: 明視野像, b: 偏光像). トルイジンブルー染色. アステリスク(*): 厚壁の細胞層. 矢尻: 薄壁の細胞層. スケールバーは100 μm .

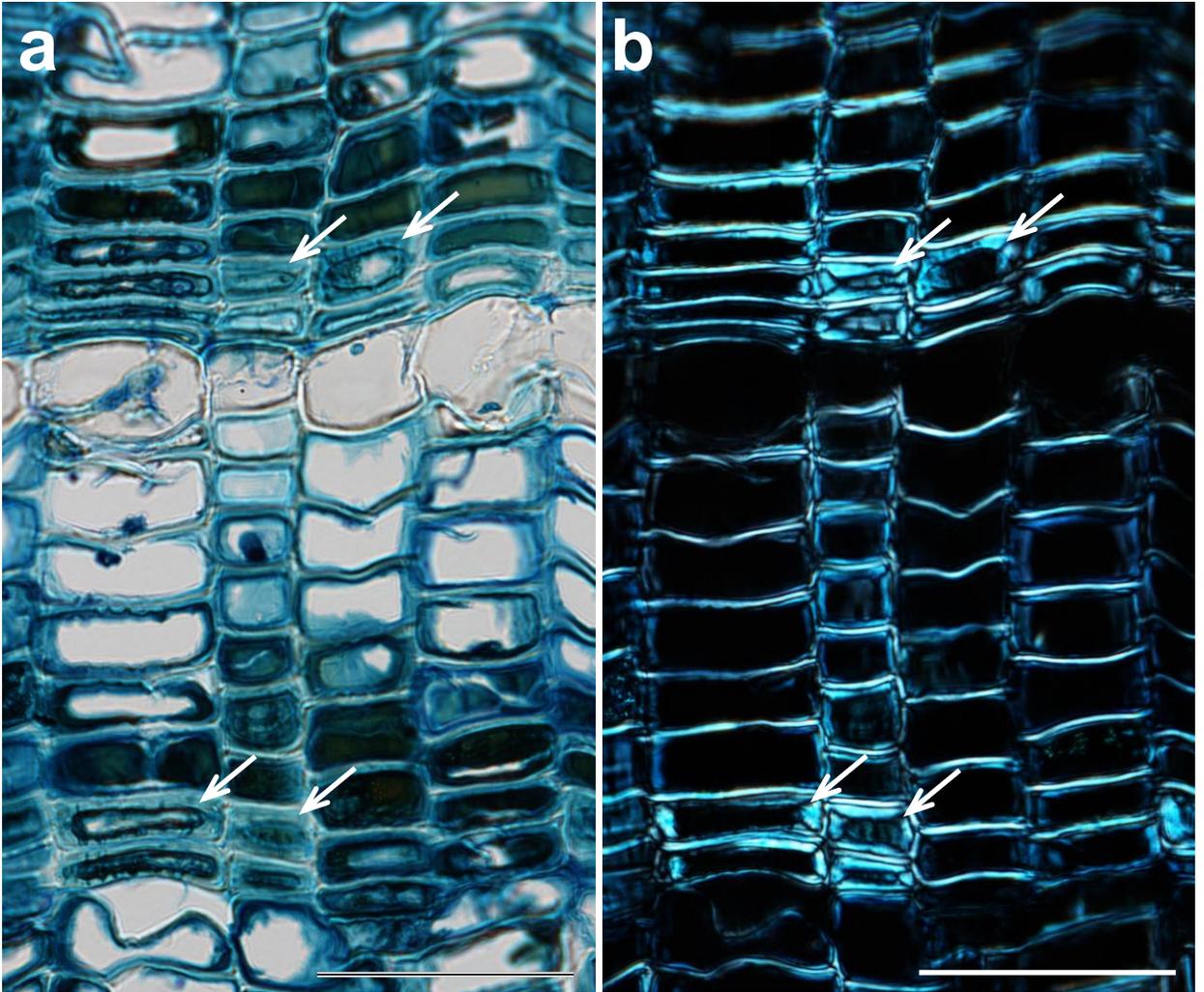


Photo 2-22 ヤエガワカンバ (2015年5月15日採取, 足寄) 成木幹の平滑部の横断面. (a: 明視野像, b: 偏光像). トルイジンブルー染色. 矢印: 細胞壁内層が特に厚いスクレレイド様の細胞. スケールバーは50 μm .

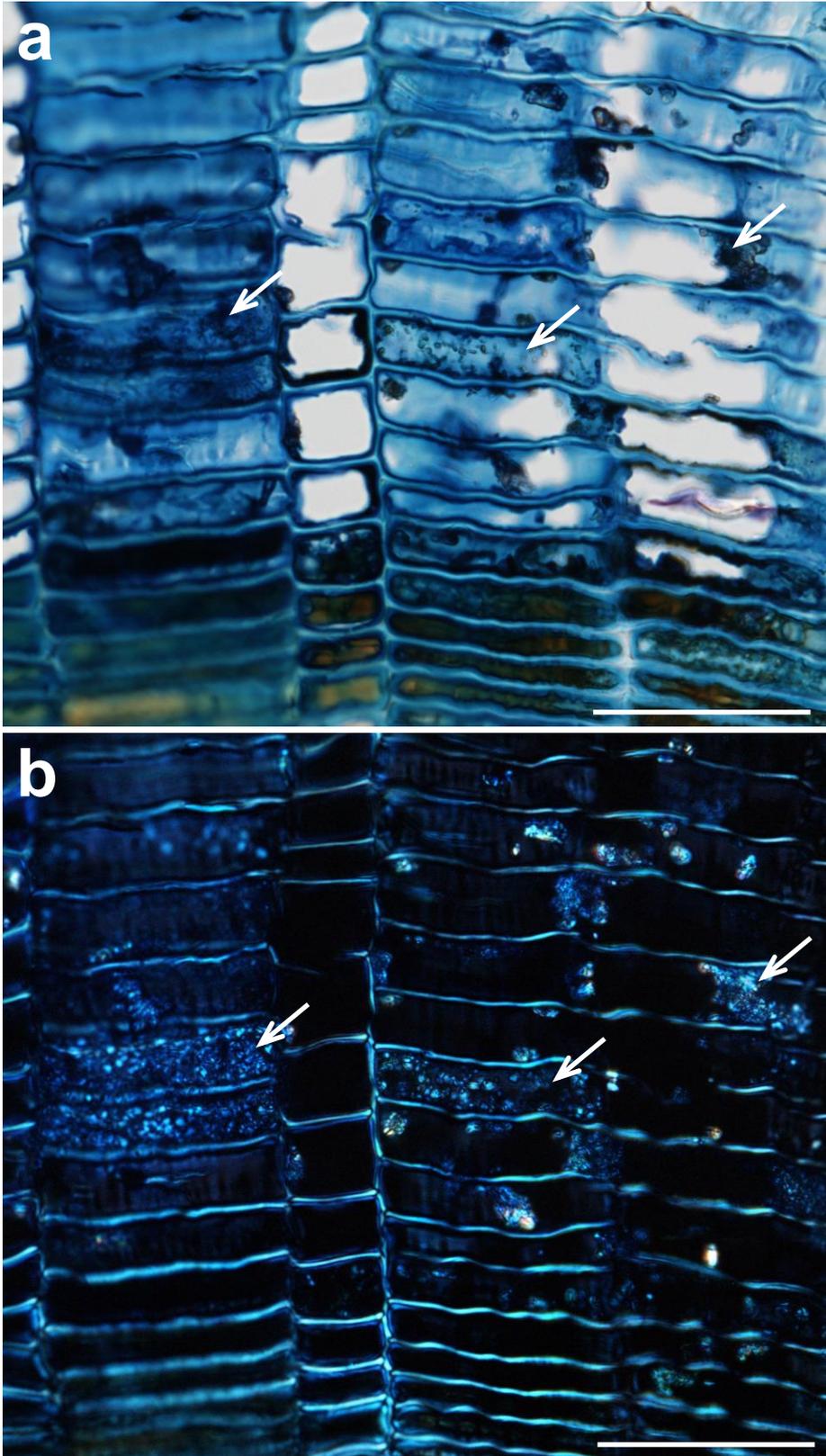


Photo 2-23 ヤエガワカンバ (2015年5月15日採取、足寄) 成木幹の平滑部の横断面. (a: 明視野像, b: 偏光像). トルイジンブルー染色. 矢印: 結晶を含む細胞. スケールバーは50 μm .



Photo 2-24 ヤエガワカンバ (2015年5月15日採取, 足寄) 成木幹の平滑部の接線断面. トルイジンプルー染色. 両矢印: 軸方向. スケールバーは100 μm .

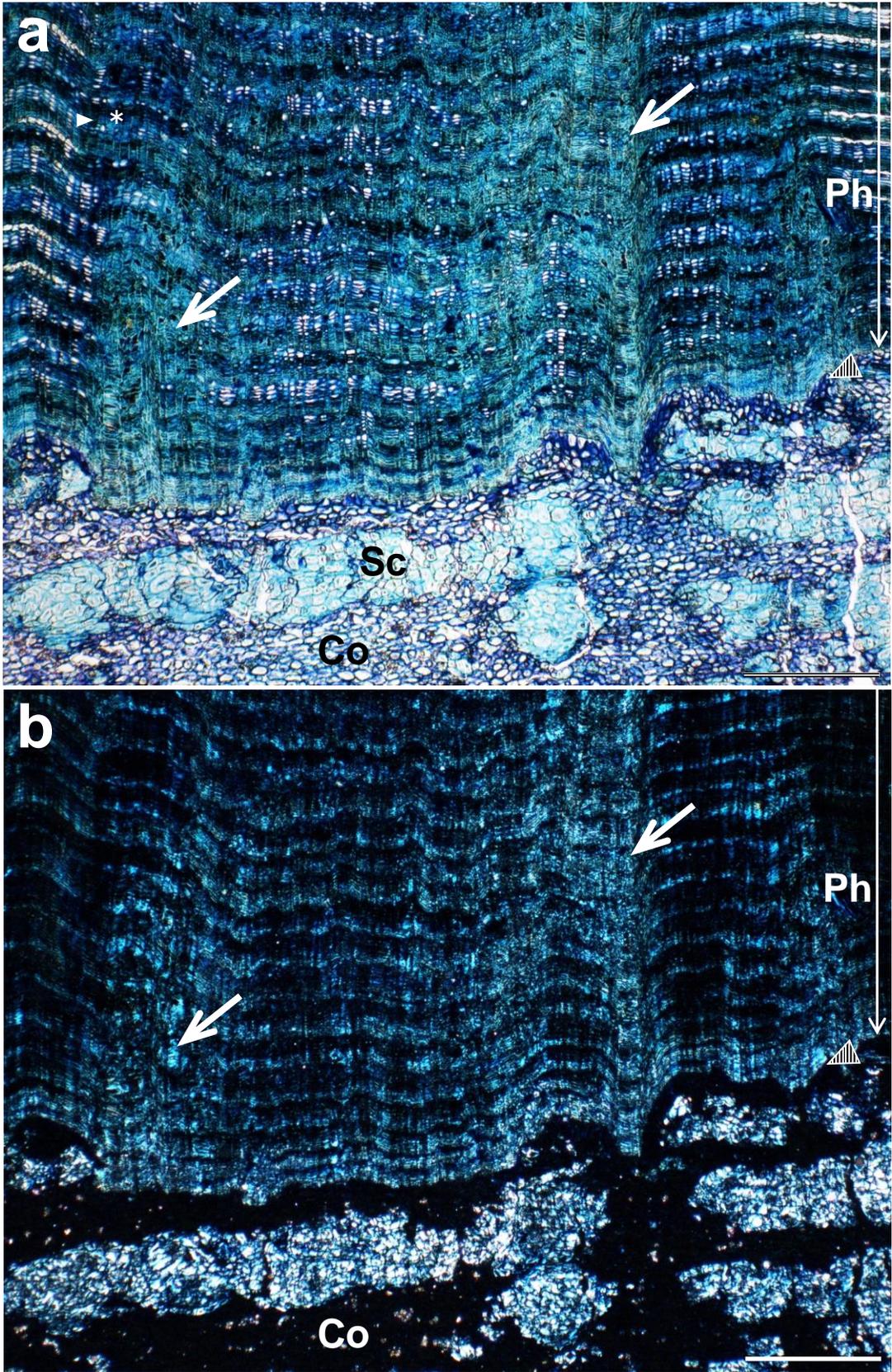


Photo 2-25 ヤエガワカンバ (2015年5月15日採取, 足寄) 成木幹の鋌状組織の横断面 (a: 明視野像, b: 偏光像). トルイジンプルー染色. 縞矢尻: コルク形成層. 矢印: 放射方向に連なるスクレイド様の厚壁の細胞群. スケールバーは500 μm .

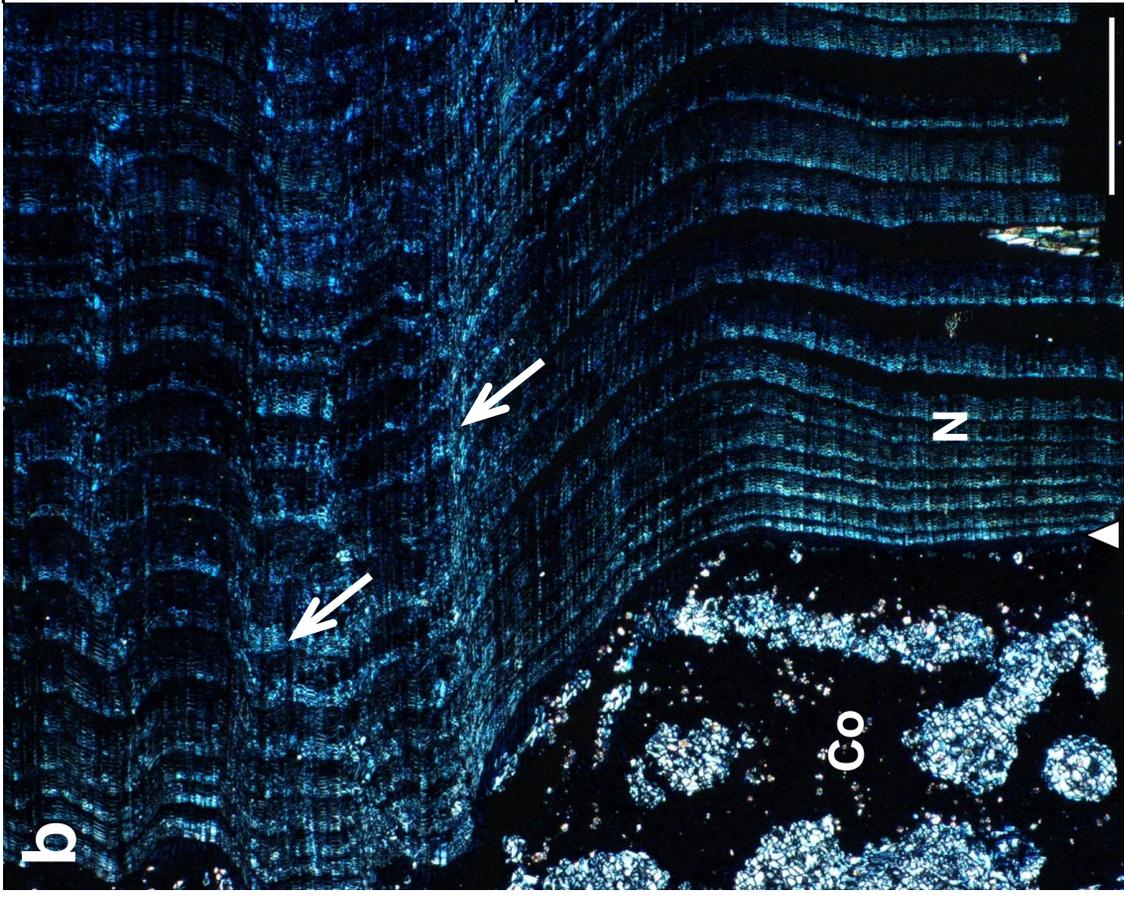
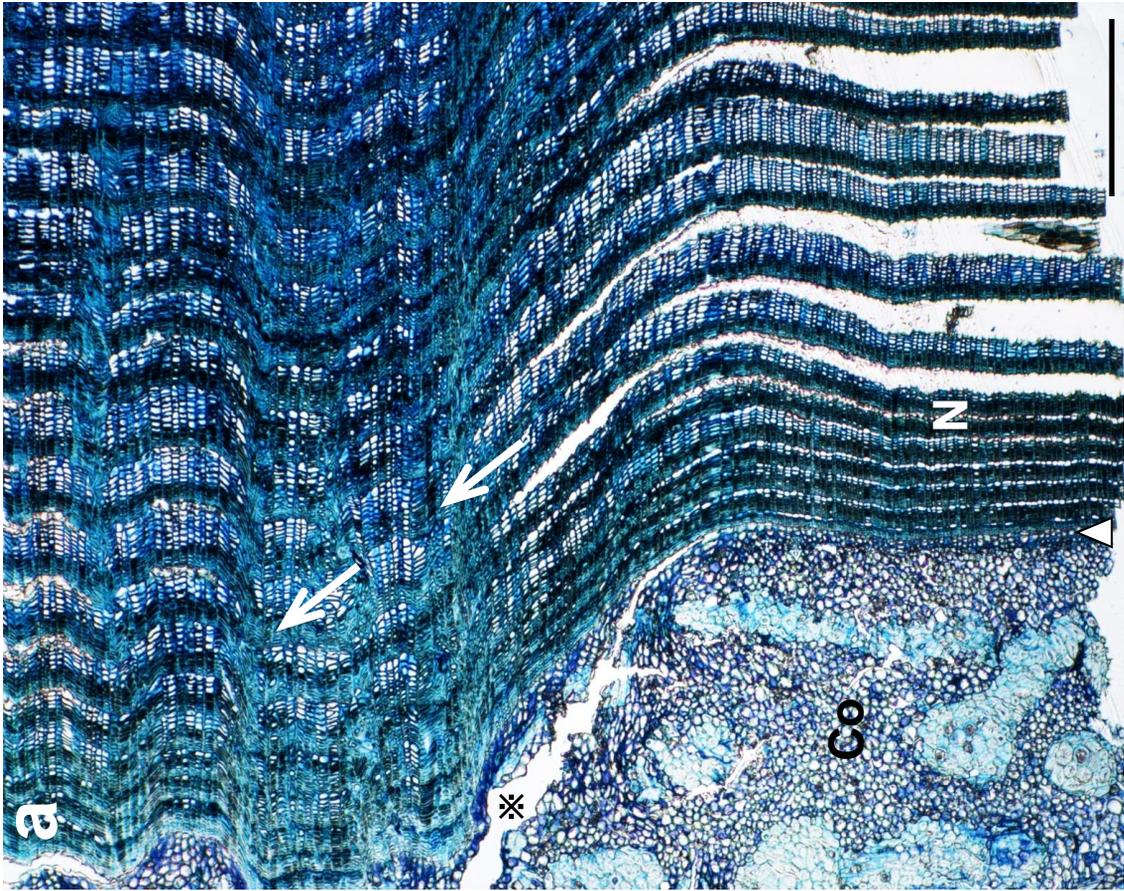


Photo 2-26 ヤエガワカンバ (2015年5月15日採取, 足寄) 成木幹の平滑部, 鋳状組織を含む放射断面. トルイジンブルー染色. A : 鋳状組織. 矢尻 : コルク形成層. ※ : 放射方向に連なる厚なる厚壁の細胞群. ※ : 試料作製過程に生じた剥離. スケールバーは500 μ m.

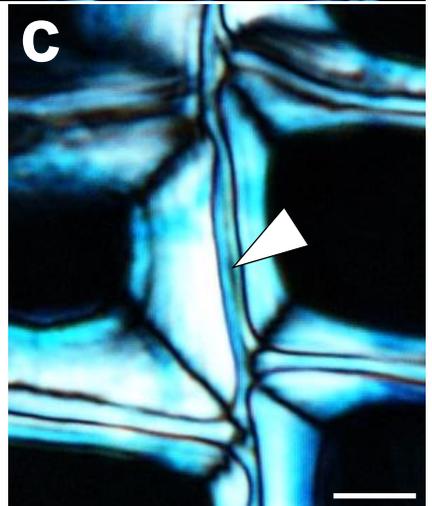
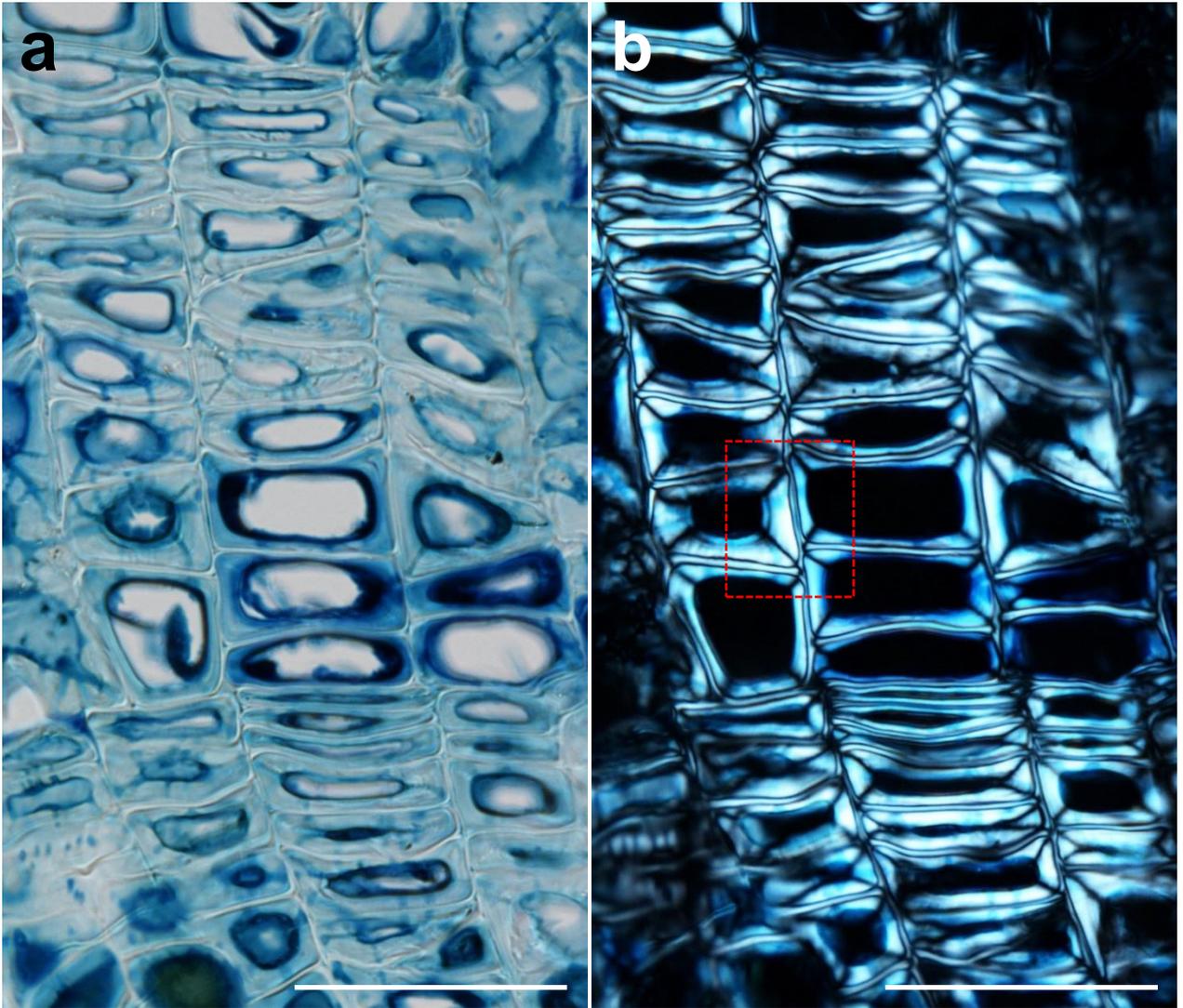


Photo 2-27 ヤエガワカンバ (2015年5月15日採取, 足寄)
 成木幹の鉾状組織におけるスクレレイド様の厚壁のコルク組織の横断面 (a: 明視野像, b: 偏光像, c: bの赤い点線で囲んだ部分の拡大). トルイジンブルー染色. 矢尻: 細胞間層. スケールバーは50 μm (a, b), 5 μm (c).

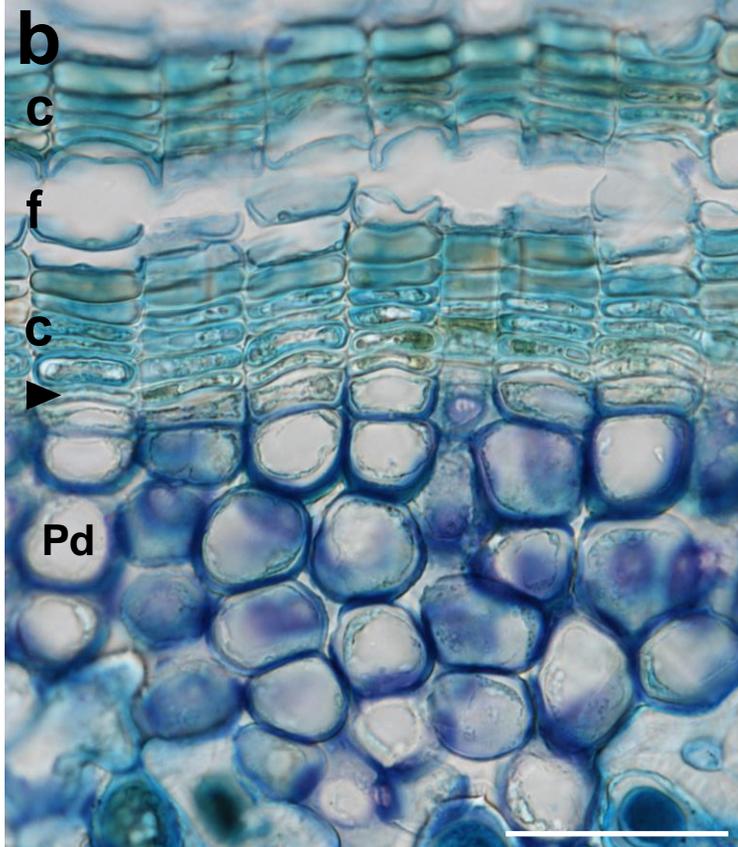


Photo 2-28 ヤエガワカンバ
 (2015年5月15日採取, 足
 寄) 成木幹の皮目横断面. ト
 ルイジンブルー染色. 矢尻:
 コルク形成層. f: filling
 tissue. c: closing
 tissue. スケールバーは100
 μm .

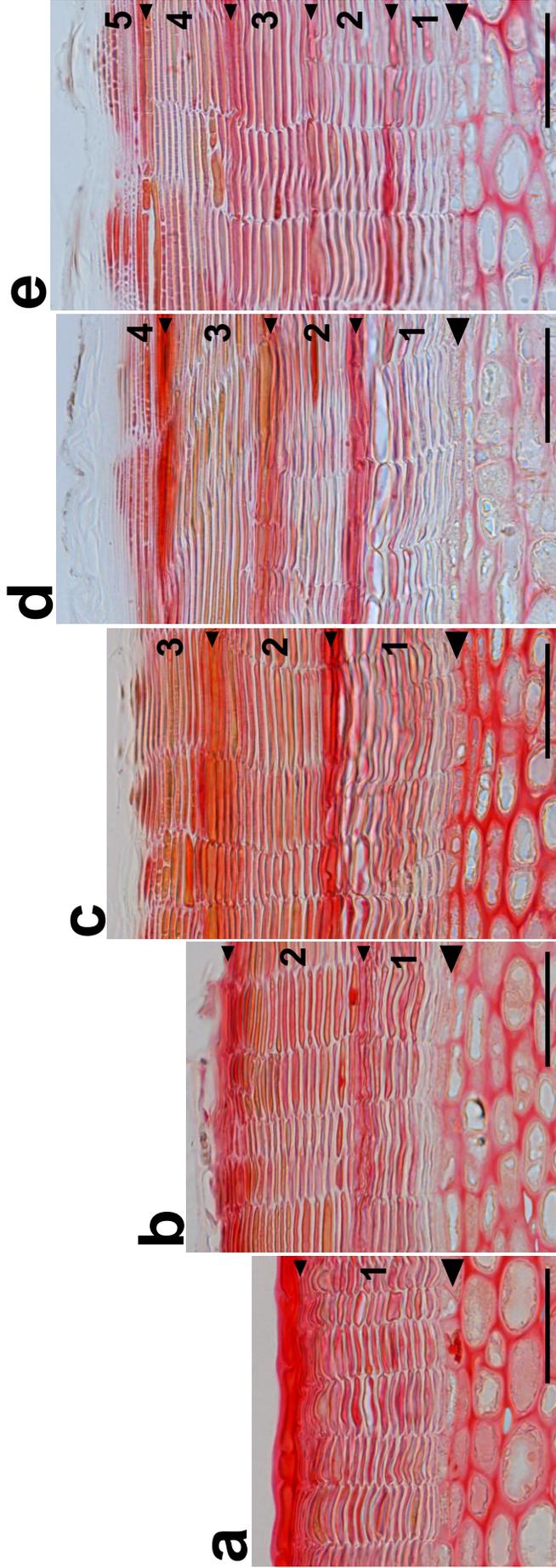


Photo 2-29 ウダイカンバ 当年生(a), 2年生(b), 3年生(c), 4年生, (d) 5年生(e)の節間の横断面. サフラニン染色. 大矢尻: コルク形成層. 小矢尻: 薄壁の細胞層. 数字は層数を示す. スケールバーは50 μm .

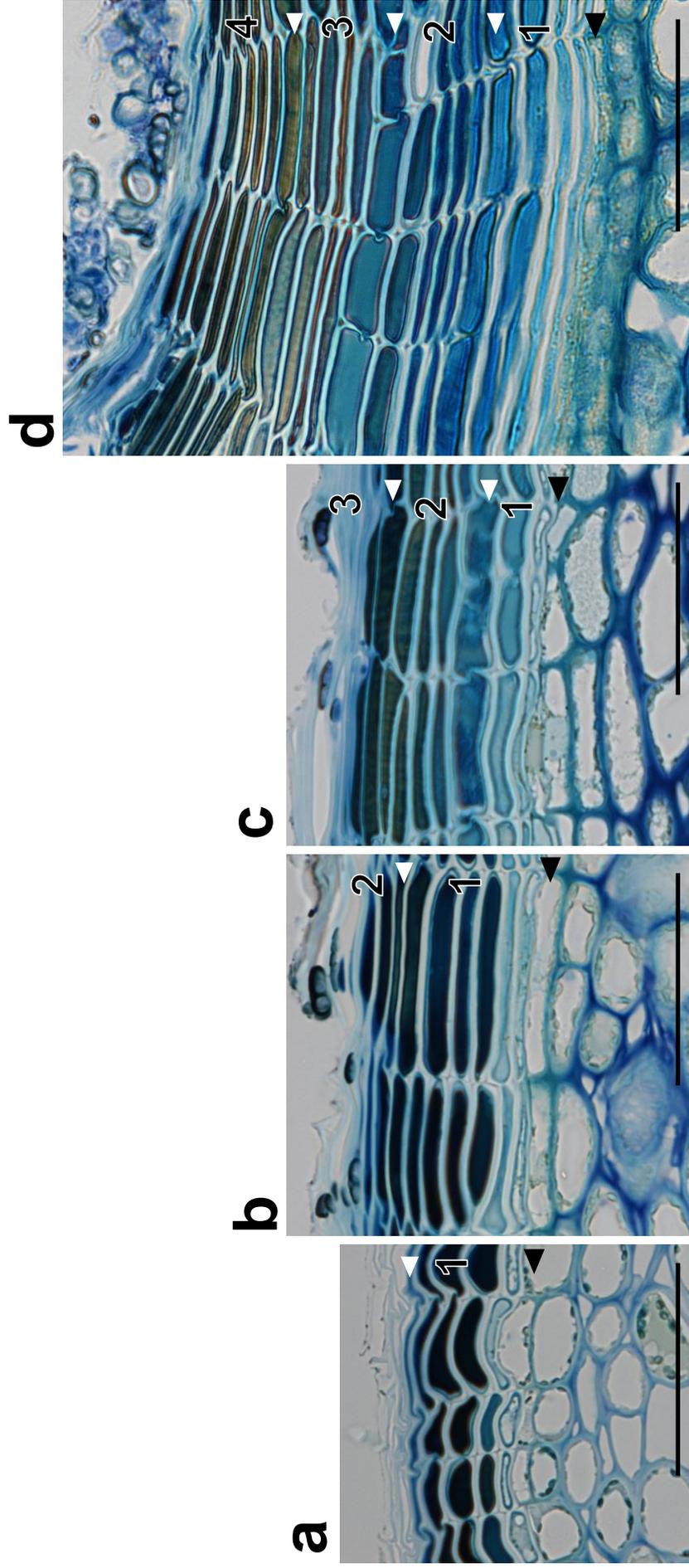


Photo 2-30 ヤエガワカナンバ 当年生(a), 2年生(b), 3年生(c), 4年生(d)の節間の横断面. トルイジンブルー染色. 黒矢尻: コルク形成層. 白矢尻: 薄壁の細胞層. 数字は層数を示す. スケールバーは50 μm .

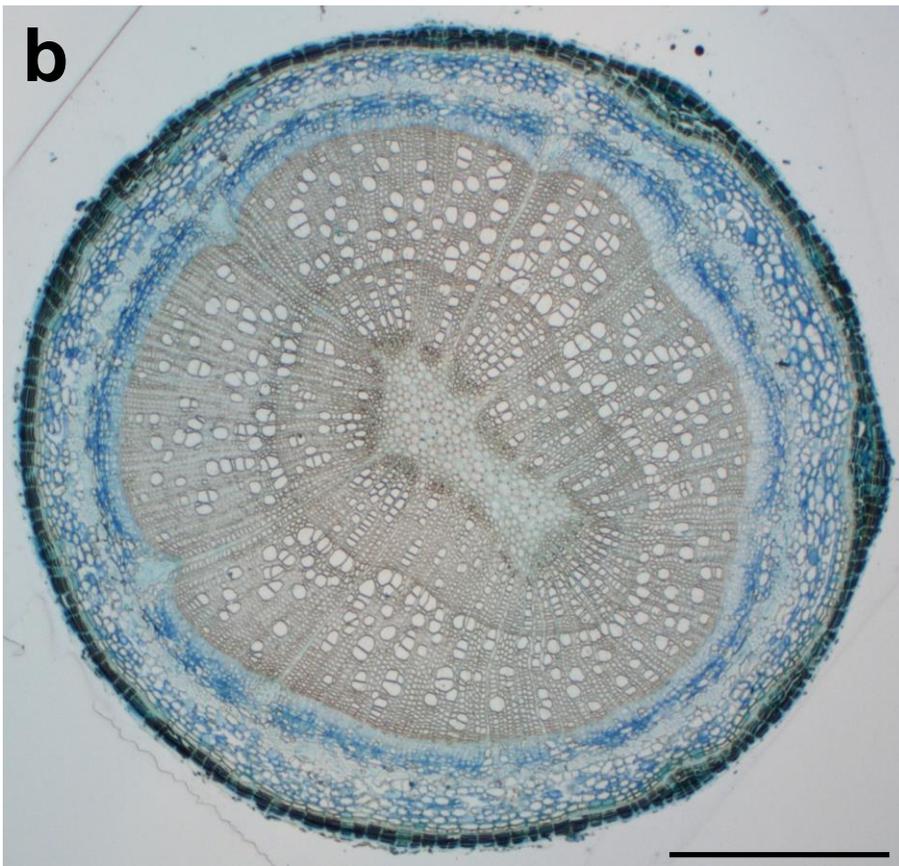
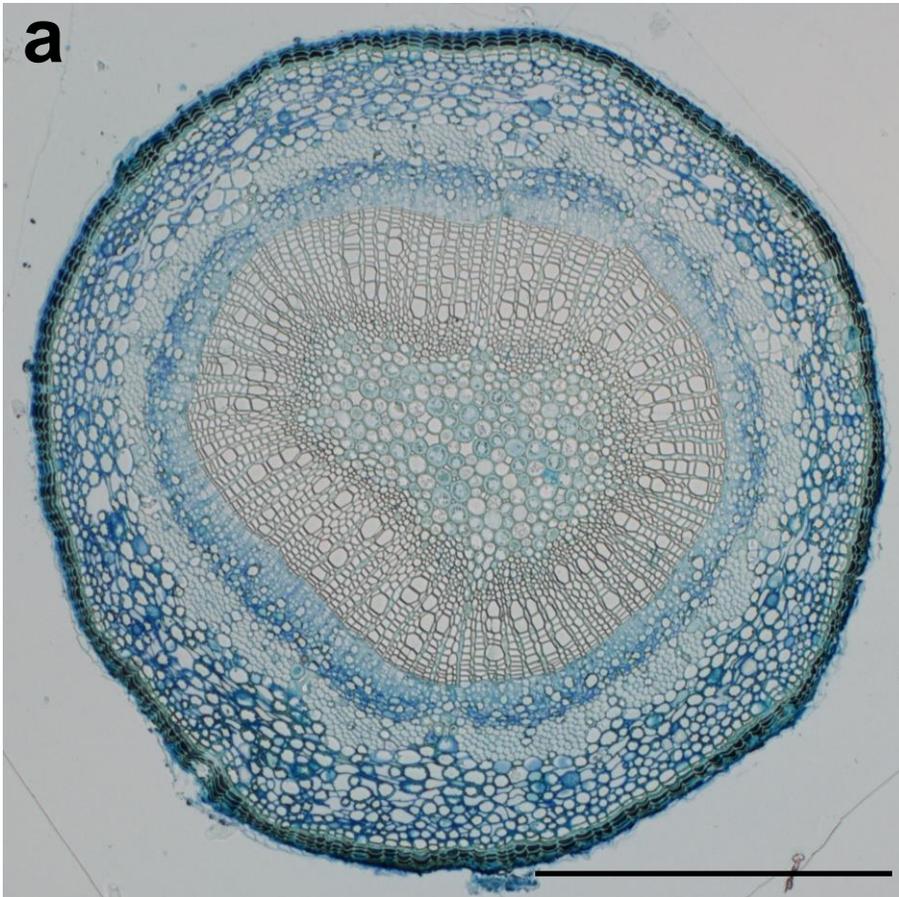


Photo 2-31 ヤエガワカンバ 1年生節間 (a)および2年生節間 (a)の横断面. トルイジンブルー染色. スケールバーは500 μm .

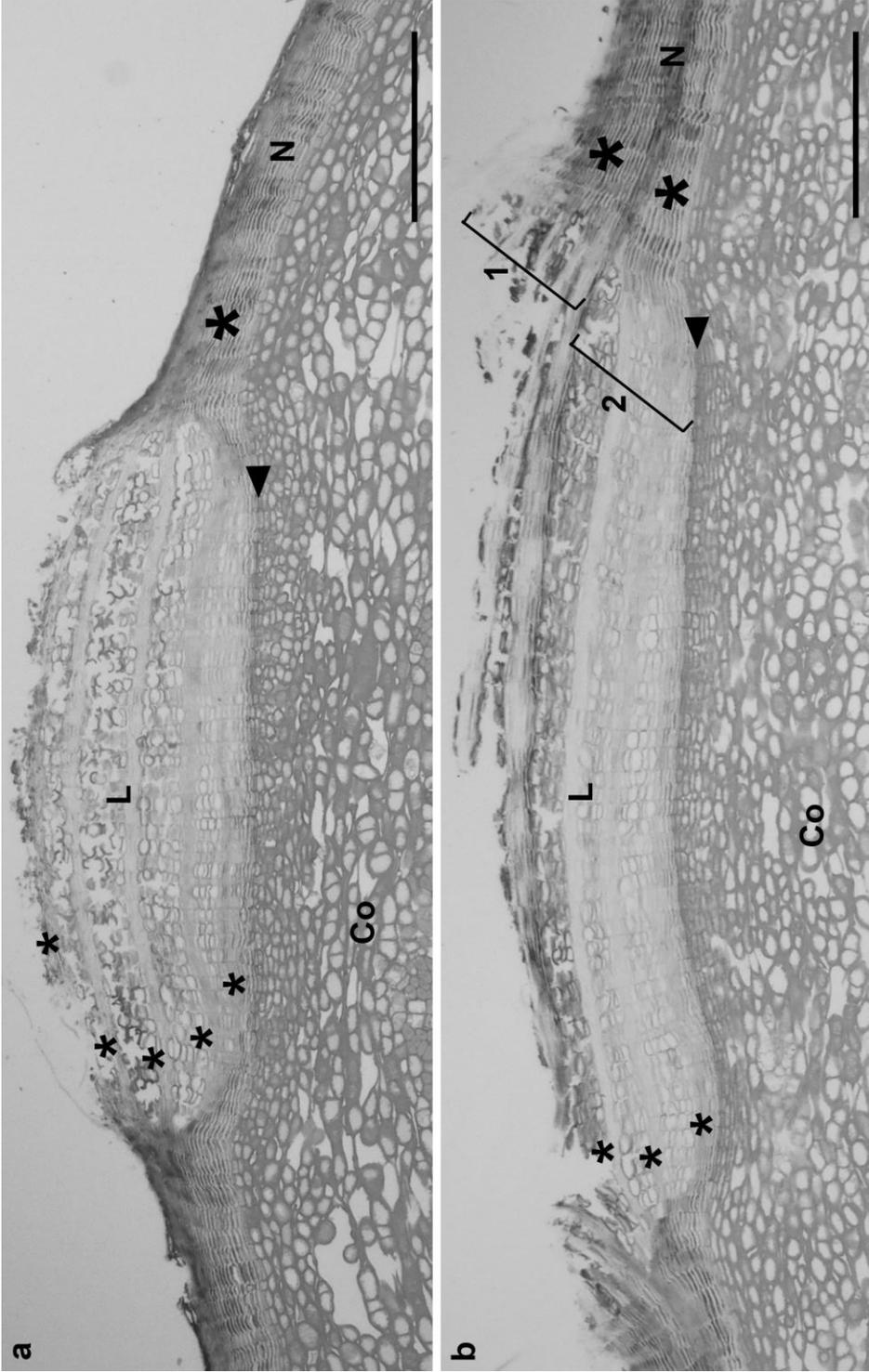


Photo 2-32 ウダイカンバ 当年生(a)および2年生(b)の枝 (2013年10月31日採取, 札幌) の皮目および平滑部の横断面。
 サフラニン染色. 矢尻: コルク形成層, 大アステリスク: 平滑部の厚壁の層, 小アステリスク: 1対のfilling tissueと
 closing layer. b)における数字は、平滑部のコルク組織のそれぞれ1年目、2年目に形成された1組の薄壁と厚壁の細胞層
 とつながる皮目の組織を示す. スケールバーは200 μm.

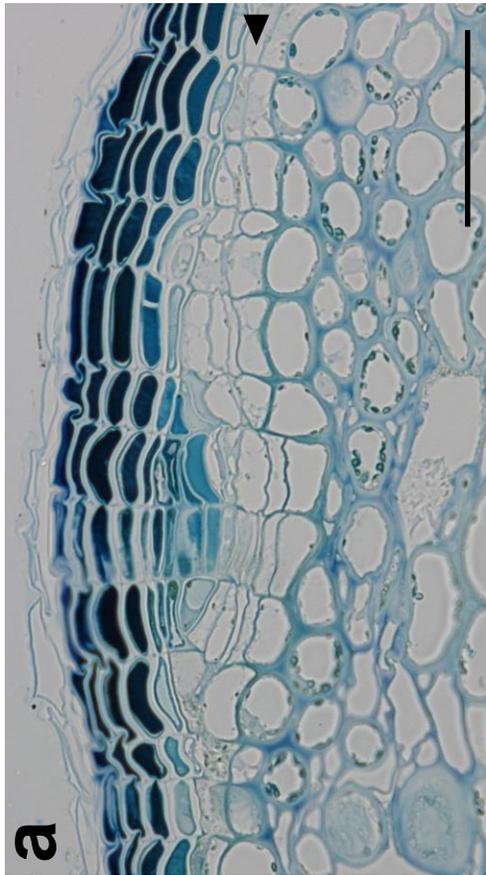
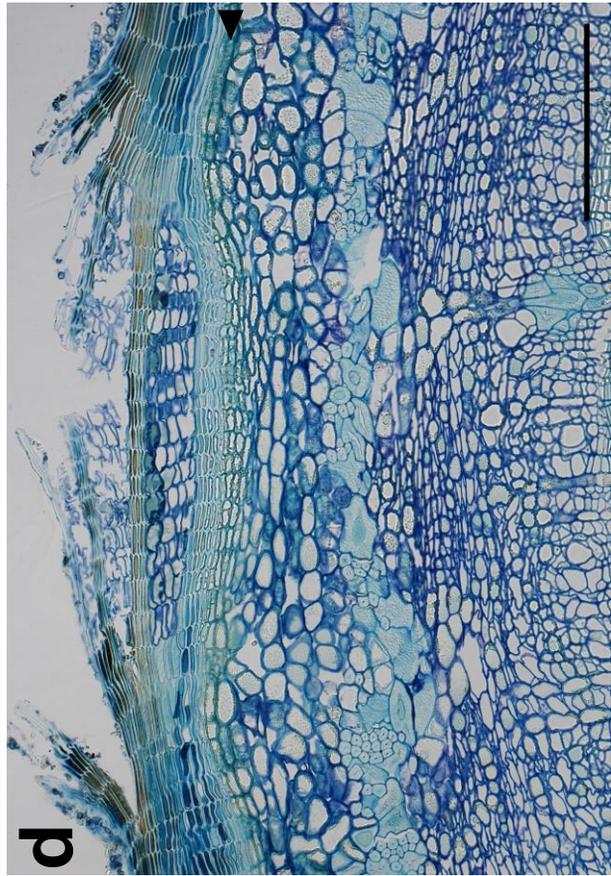
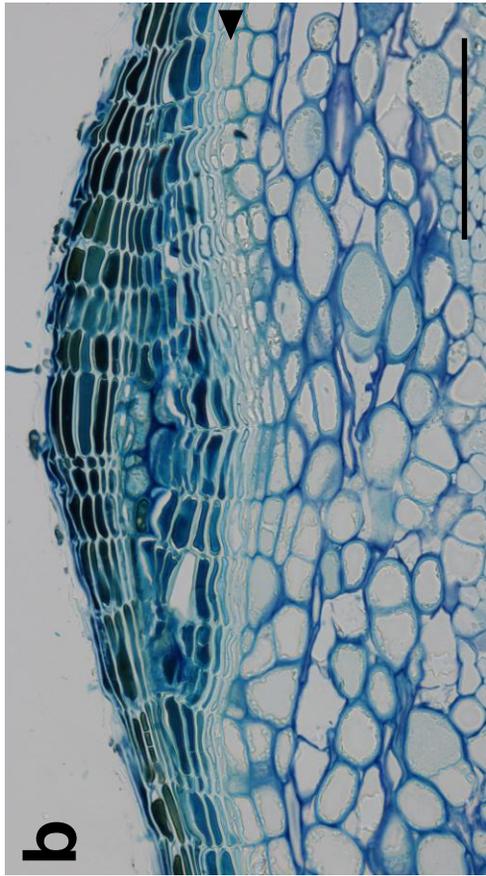


Photo 2-33 ヤエガワカンバ 当年生(a), 2年生(b), 3年生(c), 4年生(d)の節間の横断面. a, bは皮目の前段階、cは皮目の端部分、dは皮目. トルイジンブルー染色. 矢尻: コルク形成層. 矢印: filling tissueの細胞. スケールバーは50 μm (a, b), 100 μm (c), 200 μm (d).

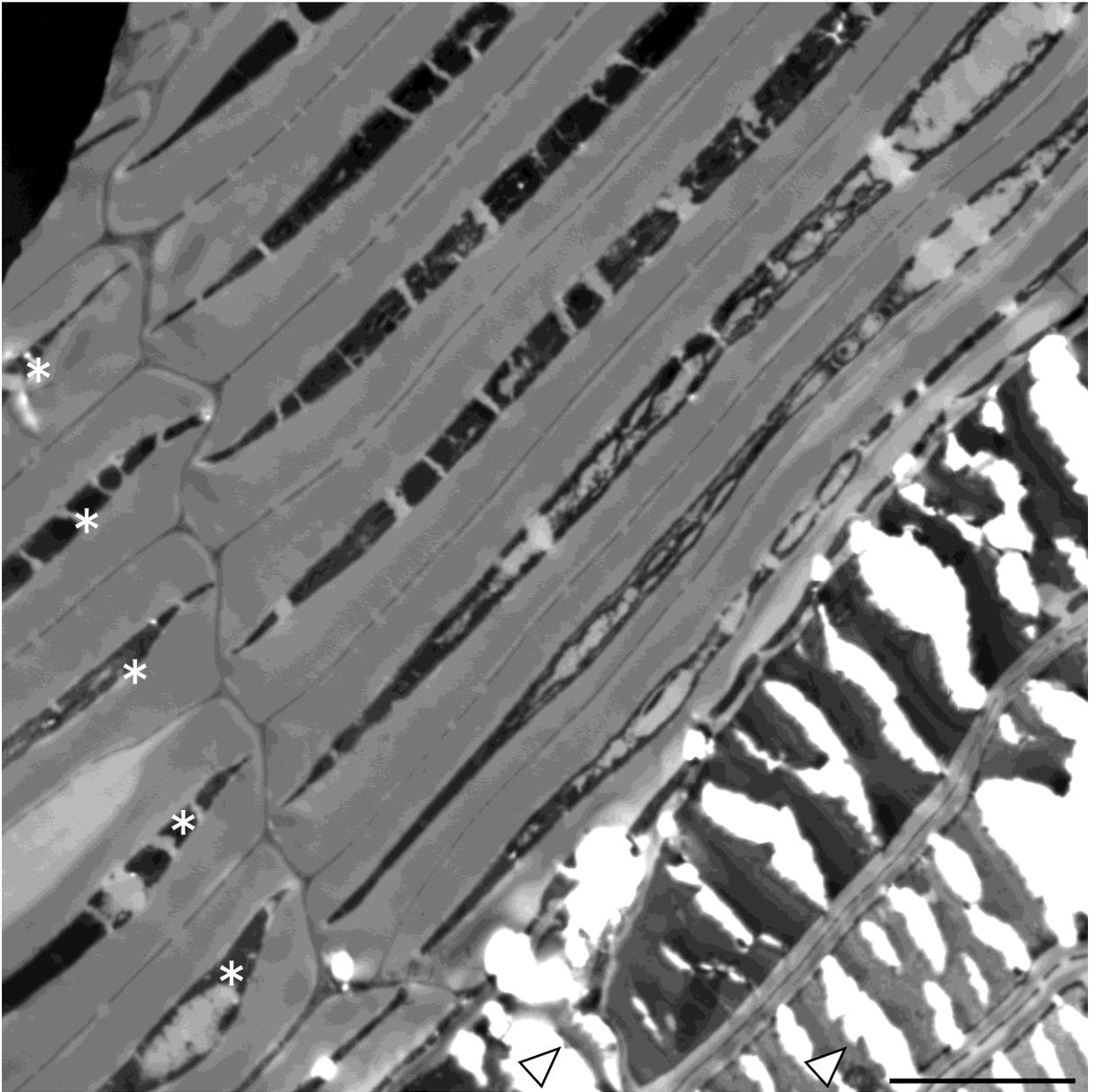


Photo 2-34 ウダイカンバ 5年生枝の平滑部の横断面. TEM. 矢尻：薄壁の細胞. アステリスク：厚壁の細胞. スケールバーは5 μm .

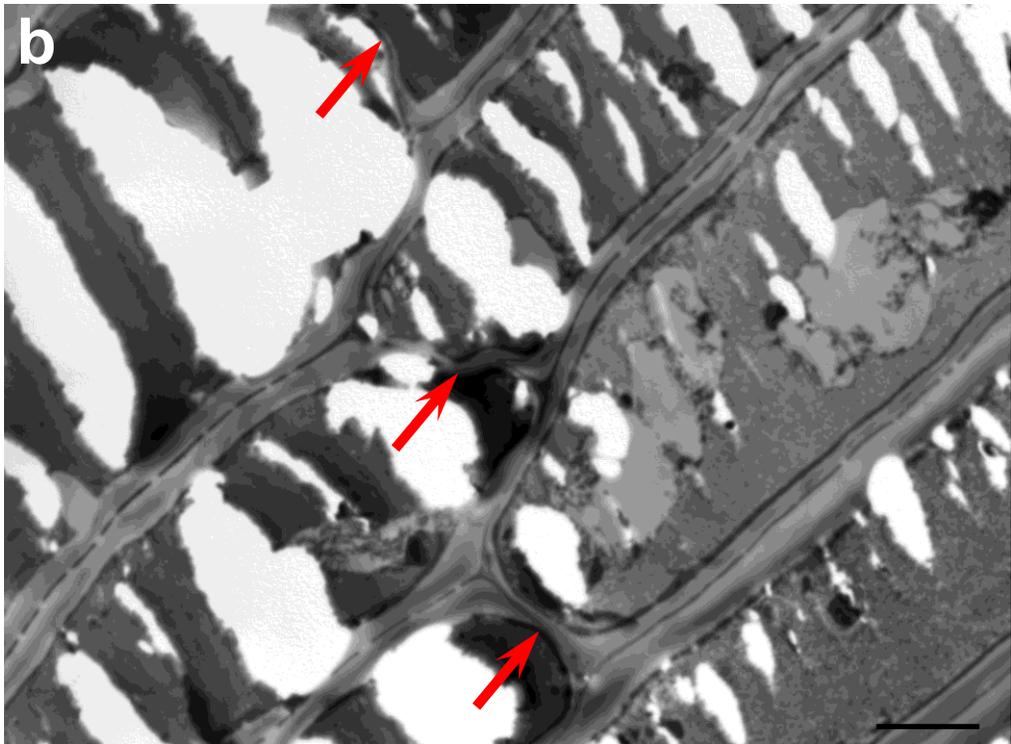
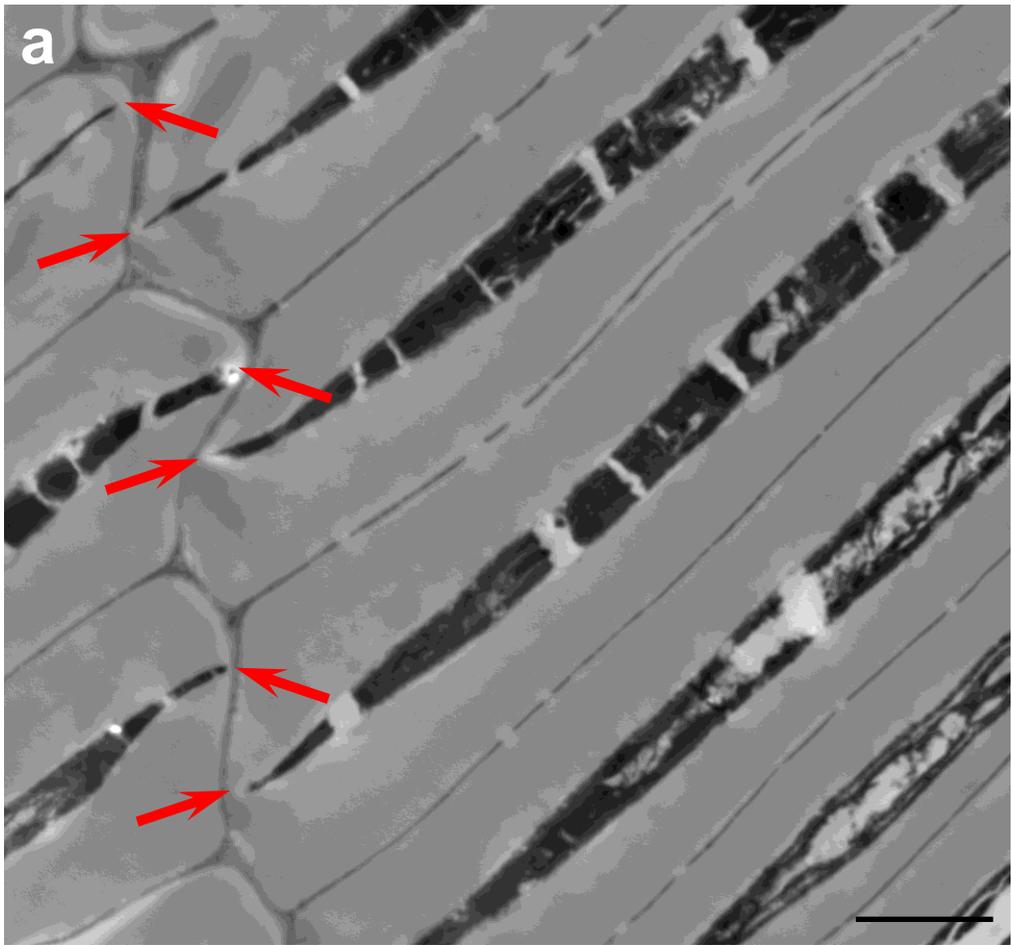


Photo 2-35 ウダイカンバ 5年生枝の平滑部の厚壁の細胞層(a)と薄壁の細胞層(b)の横断面. TEM. 赤矢印:放射壁. スケールバーは2 μm .

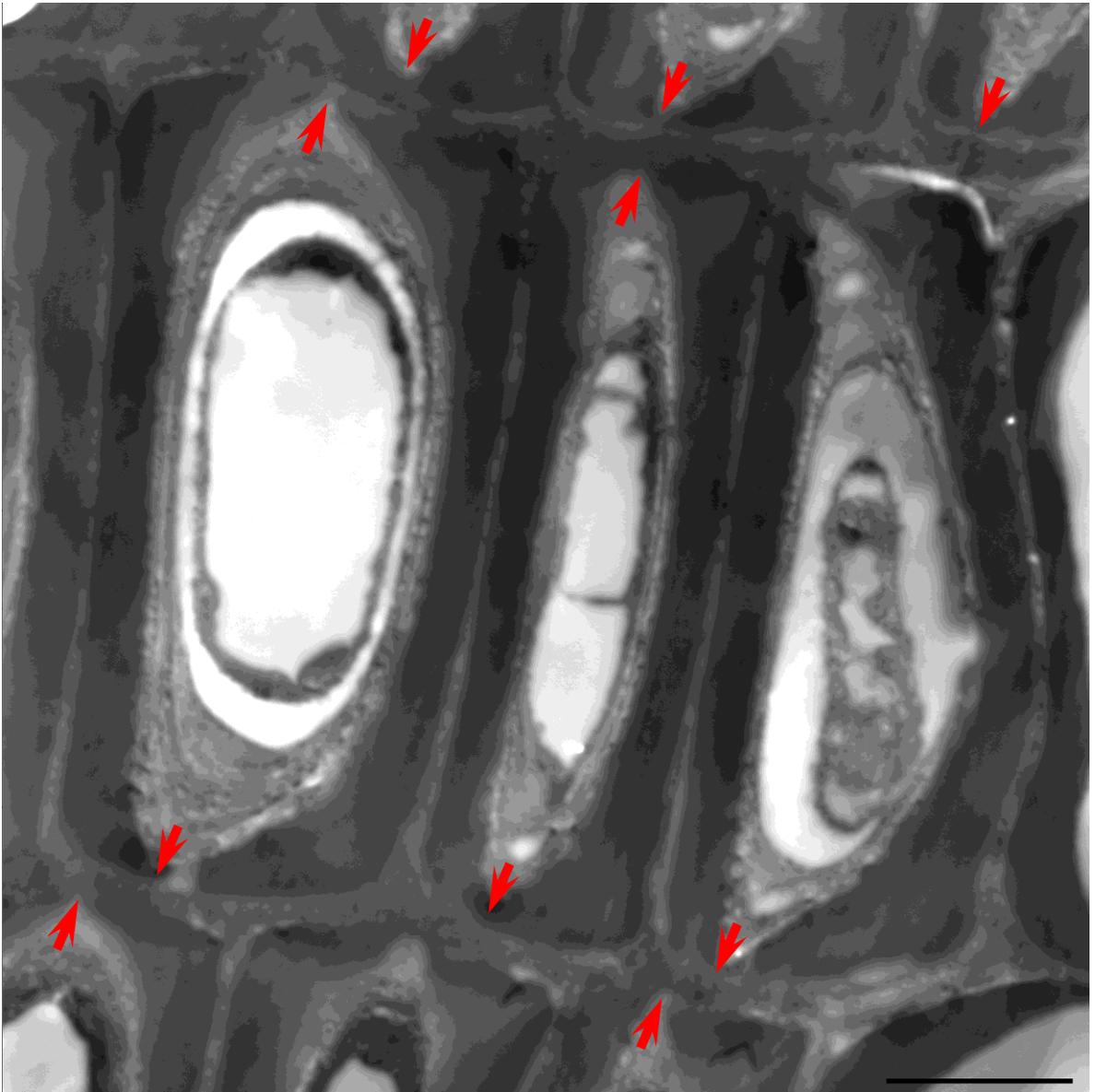


Photo 2-36 ウダイカンバ 成木幹の平滑部の厚壁の細胞層の放射縦断面. TEM. 赤矢印 : 水平壁. スケールバーは2 μm .

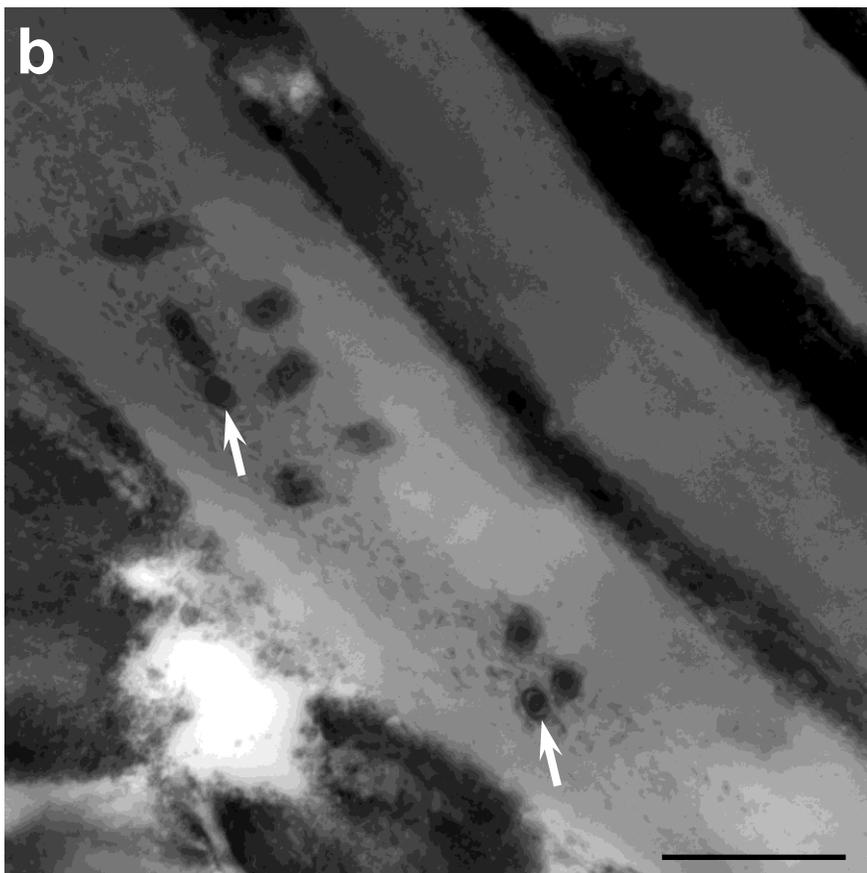
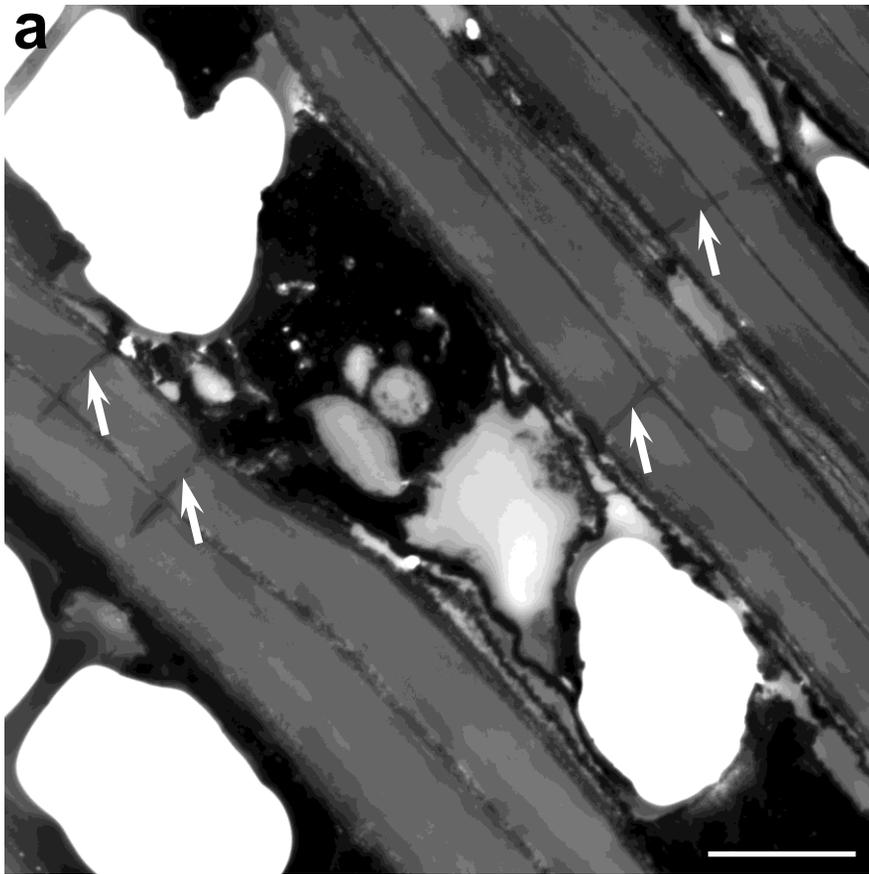


Photo 2-37 ウダイカンバ 成木幹の平滑部の厚壁の細胞層の横断面.
TEM. 矢印：原形質連絡状の細孔. スケールバーは2 μm (a), 500 nm (b).

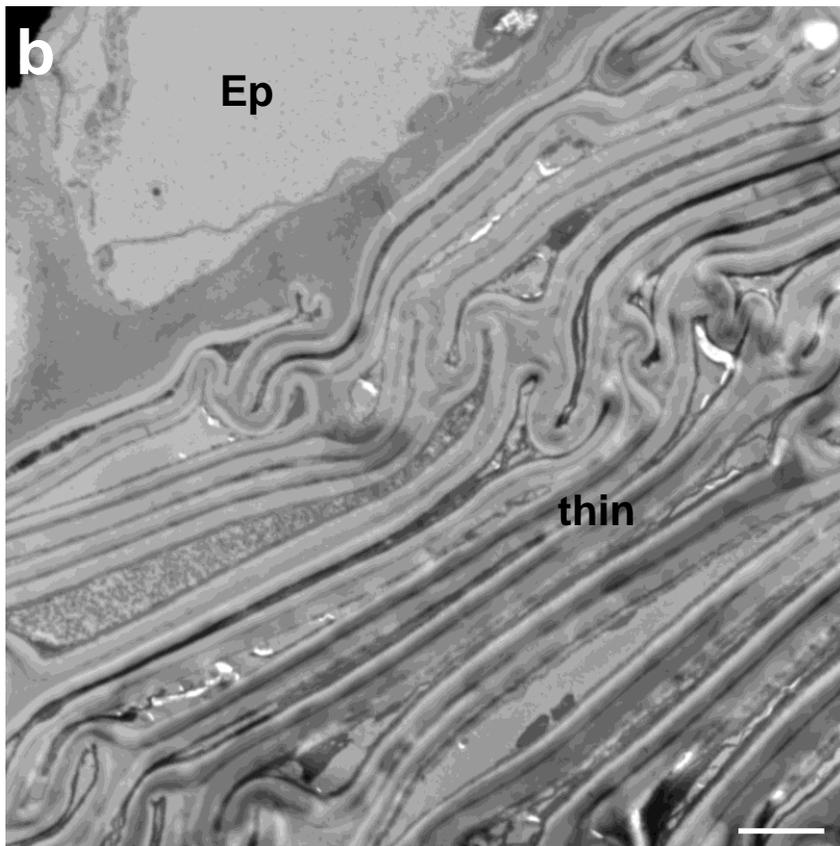
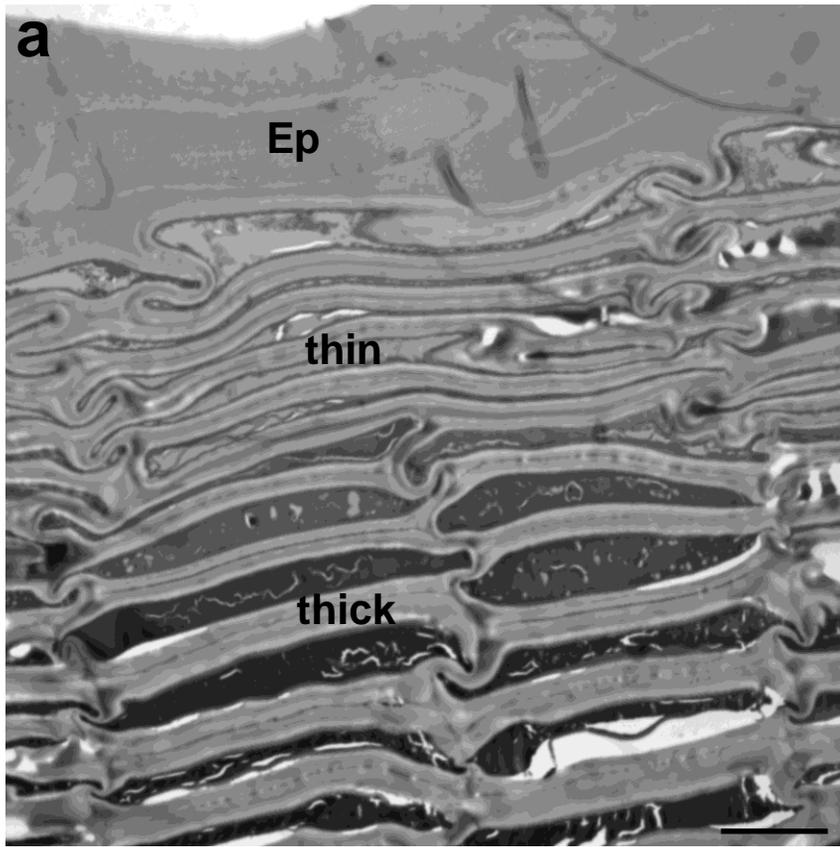


Photo 2-38 ウダイカンバ 当年生枝の平滑部の横断面. TEM. platinum blue染色(a)と酢酸ウラニル染色(b). thin: 薄壁のコルク細胞層. Thick: 厚壁のコルク細胞層. スケールバーは5 μm (a), 2 μm (b).

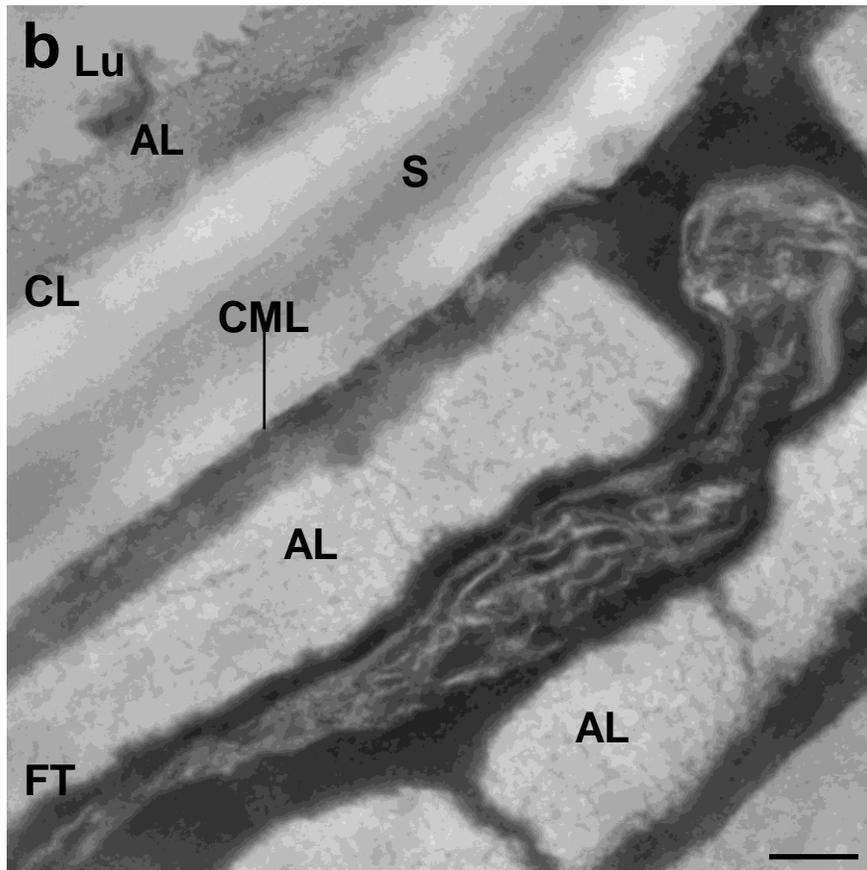
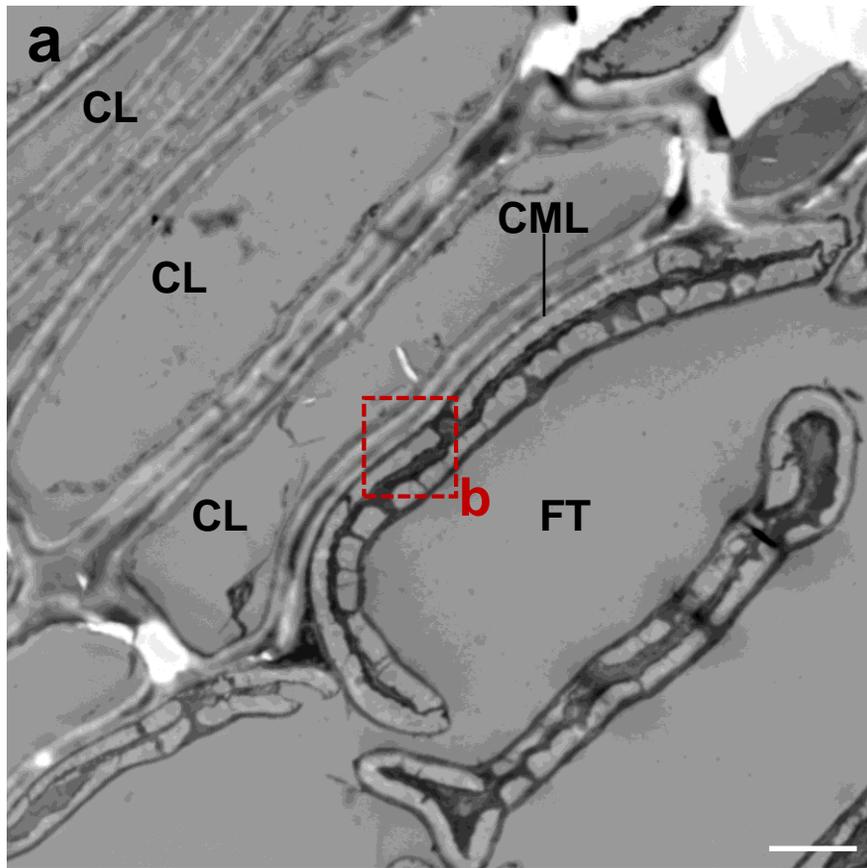


Photo 2-39 ウダイカンバ 当年生枝の皮目の横断面. TEM. CML: 複合細胞間層. AL: アモルファスレイヤー. S: 二次壁. Lu: 細胞内腔. スケールバーは2 μm (a), 200 nm(b).

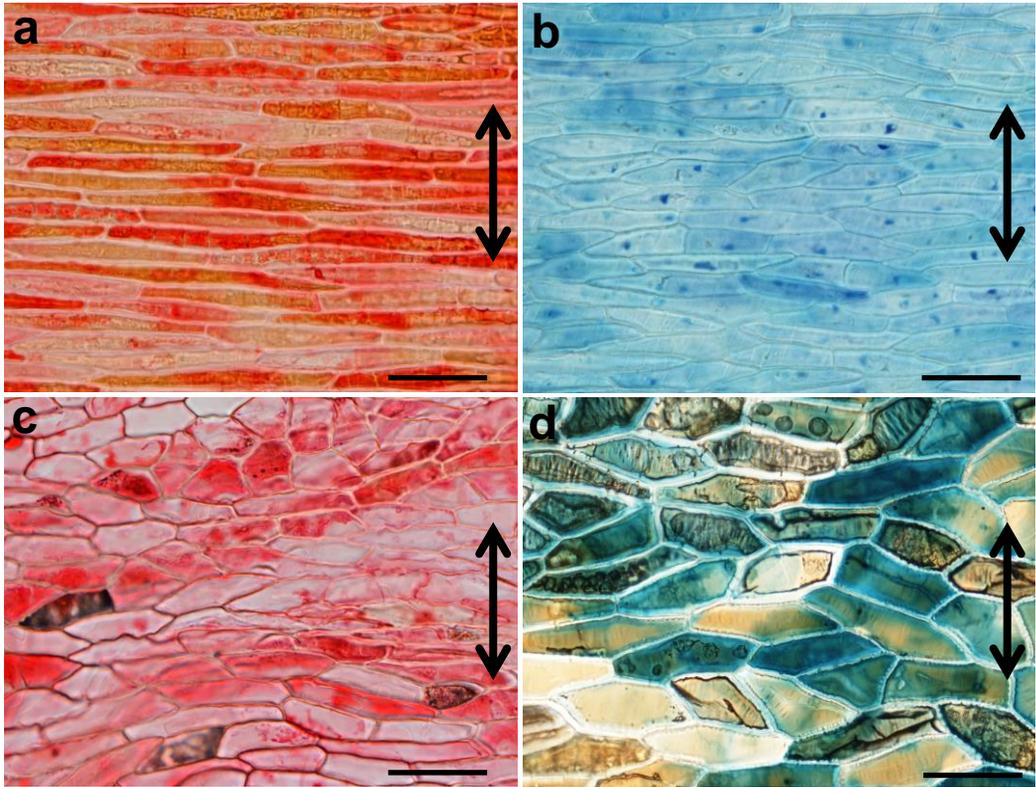


Photo 2-40 ウダイカンバ (a, 2012年10月31日採取, 苫小牧), ダケカンバ (b, 2016年7月27日採取, 天塩), シラカンバ (c, 2013年6月21日採取, 苫小牧), ヤエガワカンバ (d, 2015年5月15日採取, 足寄) の成木幹の平滑部のコルク細胞の接線断面形の比較. サフラニン染色 (a, c) とトルイジンブルー染色 (b, d). 両矢印: 軸方向. スケールバーは50 μm .

第3章 外樹皮の形成機構

3.1 緒言

コルク組織, コルク形成層, コルク皮層から成る周皮は二次組織であり, 一次組織である表皮の内側で二次的に生じたコルク形成層およびそこから分裂・派生した細胞が分化することで形成される(Evert 2006, Mauseth 2009, Evert and Eichhorn 2012)。コルク形成層が分化する時期は樹種によって多様で, 当年生のシュートが伸長してすぐに分化する樹種もあれば(*B. pendula*; Sanio 1860, *Ceratonia siliqua*; Arzee et al. 1977, *Q. suber*, *Viburnum opulus*; Wacowska and Tarkowska 1983, Graça and Pereira 2004), シュート新生後数年間はコルク形成層が形成されず, その間表皮や皮層などの維管束形成層から外側の組織の構成要素が分裂することで二次成長による周囲長の増大に対応する樹種も存在する(*Acacia*, *Acer*, *Citrus*, *Eucalyptus*, *Ilex*, *Laurus*, *Menispermum*, *Viscum*; Evert 2006)。さらに, 最初は皮目部分(*Acer negundo*; Wacowska 1984)や, 翼の部分(*E. alatus*; Bowen 1963)など, 部分的な場所にもみコルク形成層が発達し, それ以外の部位は表皮が発達する樹種もある。しかしながら, コルク形成層派生細胞の分化や発達の経時的な過程に関する知見は非常に少なく, コルク形成層活動や季節的なコルク組織形成については限られた樹種でしか報告がない(Waisel et al. 1967, Arzee et al. 1970 and 1977, Rosner & Kartusch 2003, O’Gara 2009)。O’Gara(2009)は *E. marginata* の周皮およびリチドームの発達について報告している。枝における翼(winged cork)の発達については, *A. campestre* (Smithson 1952), *Ulmus × hollandica* (Smithson 1954), *E. alatus* (Bowen 1963)で調べられている。しかしながら, カバノキ属樹種のコルク形成層活動の季節変化についてはこれまでに報告されていない。

第2章で述べたように, ウダイカンバ小枝のコルク組織において, 平滑部では厚壁の細胞層と薄壁の細胞層の組の数と節間齢が一致すること, 皮目では filling tissue と closing layer が当年生枝で4~5組存在し, 節間齢が増すにつれてその組の数が減じる傾向にあることが明らかとなった。これらのカバノキ属樹木のコルク組織の多層構造は, 季節的な成長によるものであるという指摘もあるが(Holdheide 1951, Chang 1954, Bhat 1982), 上述した本研究の小枝の観察からは平滑部では1組の厚壁の細胞層と薄壁の細胞

層は1年周期で形成されることが推察される。

そこで本章では、2年間にわたり、定期的にウダイカンバの小枝を採取して、当年枝におけるコルク形成層の発生～分化過程、当年枝および2年生枝におけるコルク形成層活動の季節変化、およびコルク組織の発達過程について詳細に調べた。なお、本章の内容については専門誌に発表済みである(Shibui and Sano, in press)。

3.2 実験方法

3.2.1 研究試料

供試木として、ウダイカンバ成木の枝を用いた(Table 3-1)。予備的な調査として、2014年5月から10月にかけて、1月ごとに5年生枝を採取した(採取日：5月15日、6月16日、7月21日、8月14日、9月18日、10月16日)。より詳細に明らかにするため、2015年4月中旬から8月上旬にかけて、1~2週間おきに2年生枝を採取した(採取日：4月14日、4月27日、5月4日、5月13日、5月19日、6月2日、6月16日、6月22日、6月29日、7月7日、7月14日、7月22日、8月4日)。

Table 3-1 供試材料の概要

樹種	DBH(cm)	採取地	採取部位	採取期間
ウダイカンバ	30	札幌	5年生枝	2014年5月~10月(月ごと)
			2年生枝	2015年4月~8月(1~2週間ごと)

札幌：北海道大学北方生物圏フィールド科学センター札幌研究林。

3.2.2 光学顕微鏡観察

採取した枝の、当年生節間の基部および5年生節間(2014年の調査)あるいは2年生節間(2015年の調査)の基部から片刃カミソリを用いて軸方向に約3 mm程度の枝片を切り出し、3%グルタルアルデヒドリン酸バッファー(pH 7.17)溶液にて固定し、2.2.2と同様に、蒸留水で水洗後、エポキシ樹脂で包埋した。切片を0.5%サフラン水溶液または0.5%トリジンブルーO水溶液で染色後、永久プレパラートを作製した。

3.2.3 透過型電子顕微鏡(TEM)観察

コルク細胞壁の微細構造と細胞内小器官の変化について詳しい情報を得るため、2015年の5月13日、6月2日、8月4日に採取した当年生節間の試料と、同年の5月19日、6月16日、8月4日に採取した2年生節間の試料についてTEM観察を行った。光学顕微鏡観察と同様に樹脂包埋を行った。樹脂の配合は、2.2.3の当年生枝と同様にエポキシ樹脂を用い

て包埋し，切片作製および観察，撮影も同様に行った。切片の染色は，platinum blue(Inaga et al. 2007; TI Blue, Nisshin EM)とReynoldsのクエン酸鉛溶液を用いて行った。

3.3 結果

3.3.1 1月毎に採取した枝の予備的調査(2014年5月～10月)

・コルク形成層活動の変化

2014年5月15日に採取した試料では、新しく形成された当年生節間の基部において、すでにコルク形成層が表皮下の細胞から分化し、並層分裂しているコルク形成層細胞が多く見られた(Photo 3-1a)。しかし、5年生節間においてはこの時点ではコルク形成層は活動を再開していなかった(Photo 3-1b)。6月16日の試料では、当年生節間と5年生節間の両方においてコルク形成層が活動しているところが観察され、多くのコルク細胞が新たに形成されていた(Photo 3-2a)。7月21日以降に採取した試料では、当年生節間と5年生節間の両方で、コルク形成層に隣接する当年に形成されたコルク細胞の細胞壁が画然と肥厚していた(Photo 3-2b)。

・維管束形成層活動の変化

維管束形成層については、5月15日に採取した試料の5年生節間ではすでに活動を再開しており、当年生節間においてもすでに発生し、新たに形成された二次木部の細胞壁が肥厚していた(Photo 3-3)。6月16日には形成層帯は拡大し、維管束形成層の活動は盛んであった(Photo 3-4a)。当年生節間と5年生節間の両方とも、7月21日の試料で形成層帯の幅が狭くなり、8月14日以降に採取した試料では分裂している細胞は観察されず、2～3の未分化の細胞が形成層帯に存在し、隣接する木部細胞が画然と肥厚しているのが認められた(Photo 3-4b)。コルク形成層および維管束形成層の活動期間に関する結果を Fig. 3-1 にまとめた。

3.3.2 1～2週間毎に採取した枝の本調査(2015年4月中旬～8月上旬)

・当年生枝におけるコルク形成層の発生～分化過程

当年生枝の伸長が初めて確認されたのは、5月13日であった。この時、新たに伸長した当年生節間の基部においては、コルク形成層がすでに表皮下の細胞より分化し始めていたが、コルク形成層はまだ非連続的であった(Photo 3-5a)。また、表皮下では垂層分裂および並層分裂しているコルク形成層細胞が観察され(Photo 3-5a, 3-5b)、同じ試料において維

管束形成層も形成されていた。5月19日の試料では、コルク形成層細胞において、最初の並層分裂で形成された内側の細胞と外側の細胞それぞれから2回目の並層分裂が起きている様子が観察されたが、外側の細胞で並層分裂している場合が多かった(Photo 3-6a)。5月26日以降の試料では、コルク形成層が完全に幹を一周連続して活動しているのが確認され(Photo 3-6b)、さまざまな発達段階の分化途中のコルク細胞が観察された。

・2年生節間におけるコルク形成層の活動再開

2年生節間では、5月19日の試料で初めてコルク形成層が活動を部分的に再開する様子が観察された(Photo 3-7a)。コルク形成層の活動が再開した領域は6月16日までの間に徐々に広くなり、6月22日の試料で完全に連続して幹を一周していた。

・当年生および2年生節間におけるコルク組織の発達過程とコルク形成層活動の終了

5月下旬から6月下旬の間の当年生と2年生の両節間において、コルク形成層細胞と、そこから新たに分裂したばかりの娘細胞を、細胞の大きさや細胞学的な特徴から見分けることは困難であった(Photo 3-7b)。成長期の初期において、コルク形成層細胞と新たに形成されたばかりの細胞は、大きな液胞を含み、細胞壁が波打っていた(Photo 3-7b)。一方、成長期中期では、液胞は小さく分かれ、細胞壁の波打ちは小さくなっていた(Photo 3-8)。成長期の間、液胞の中には電子密度の高い物質が見られた(Photo 3-8 : d)。

木部細胞の場合、二次壁の肥厚は偏光下で肥厚した細胞壁が複屈折を示すことで判断される。両節間の形成中のコルク組織において、細胞壁の肥厚が複屈折を示すことにより最も早く明瞭に確認されたのは、5月26日の試料の当年形成分のコルク組織の外層部分であった(Photo 3-9a, 3-9b)。6月下旬から7月上旬の試料では、コルク細胞の壁の肥厚が進み、当年に形成されたコルク組織の内層の方が外層よりも壁が厚くなり、薄壁と厚壁の細胞の見分けがつくようになっていた(Photo 3-9c)。7月14日と22日の試料では、コルク形成層に隣接するコルク細胞のうち、一部では細胞壁が著しく肥厚していたが、他の細胞ではまだ薄いままであった。8月4日には、両節間においてコルク形成層に隣接する全てのコルク細胞で細胞壁が著しく肥厚していた(Photo 3-10, 3-11)。この頃には成長期の初期～中期に観察された液胞内に存在する電子密度の高い物質は消失し、アミロプラスト

や葉緑体が一部のコルク形成層細胞と大半のコルク皮層細胞にて観察された(Photo 3-11)。

・維管束形成層活動の変化

当年生枝の伸長が初めて観察された5月13日には、当年生節間の基部において維管束形成層は既に形成されていた(Photo 3-12a)。2年生枝では、維管束形成層の師部側への細胞分裂が5月4日に観察され、木部形成は5月19日に初めて観察された(Photo 3-12b)。コルク形成層活動が全周で終了していた8月4日の両節間の試料では、維管束形成層帯は狭くなっていたが、維管束形成層に隣接する形成中の木部細胞がまだ薄壁であった(Photo 3-13)。2015年のコルク形成層と維管束形成層の活動の季節変化を Fig. 3-1 に示した。

3.3.3 皮目の形成

当年生枝が伸長してすぐの5月13日、19日の当年生節間の試料では、気孔および皮目は観察されなかった。しかし、中央にトルイジンブルーでよく染まる細胞群を含む異形の細胞から成る領域が皮層の外層で観察された(Photo 3-14a)。この特異な領域は、5月26日以降に採取した当年生節間の試料では観察されなかった。

5月26日の当年生節間の試料で初めて皮目が観察され、filling tissue と closing layer が1層ずつ形成されていた(Photo 3-14b)。その後、filling tissue と closing layer が交互に形成され、8月4日にコルク形成層活動が終了するまでに4~5対のfilling tissue と closing layer が形成されていた(Photo 3-15)。当年生節間の皮目のコルク形成層は、横断面において円弧を描くように内側によく膨らんでいた(Photo 3-15)。closing layer とは対照的に、filling tissue の細胞は分化後崩壊していた(Photo 3-14b, 3-15, 3-16: 外層)。しかしながら、8月4日の当年生節間の最内のfilling tissue では、崩壊していない細胞が多かった(Photo 3-16: アステリスク)。活動が開始する前の4月に採取した試料の皮目では、最内のfilling tissue の細胞はほとんど崩壊していたため、その年に形成されたfilling tissue の細胞は、次の年に活動を再開するまでの間に崩壊することが示唆された。また、コルク形成層が休眠している期間は、常にclosing layer がコルク形成層に隣接していた(Photo 3-16, 1-8, 1-9)。

2年生節間における皮目のコルク形成層の活動再開は、平滑部と同様に5月19日に観

察された。2年生節間の皮目のコルク形成層の細胞分裂の頻度は、当年生節間のそれと比較して低く、8月4日の試料では平滑部の当年形成の一成長輪に対応する範囲内に filling tissue と closing layer が2~3対しか観察されなかった。2年生節間においても、コルク形成層の活動が終了した8月4日の試料では, closing layer がコルク形成層に隣接していた。

3.4 考察

3.4.1 コルク組織の形成過程

2年間にわたるウダイカンバ周皮の季節的な形成過程の調査により、コルク形成層は1年に1度活動し(Fig. 3-1)、薄壁の細胞層が成長期の初期に形成され、厚壁の細胞層が成長期中期～後期に形成されることが明らかとなった(Photo 3-9c)。カバノキ属樹種のコルク組織の多層構造の季節的な形成については、Holdheide (1951)、Chang (1954)、Bhat (1982)によって言及されてきた。このうち、Holdheide (1951)は厚壁の細胞を Spätkorkzellen (late cork cells)、薄壁の細胞を Frühkorkzellen (early cork cells)と呼び、一方で Bhat(1982)は、それらを逆にして、厚壁の細胞を early cork cells、薄壁の細胞を late cork cells と呼んだ。しかしながら彼らは、コルク組織形成の周期性を議論する上で、我々が行ったような定期的な試料採取や年齢が明らかな試料による調査は行っていなかった。本研究の結果よりカバノキ属樹種のコルク組織では、薄壁の細胞を early cork cells、厚壁の細胞を late cork cells と呼ぶのが妥当であり、さらに両タイプの細胞層の1組は年輪であると言える。

コルクガシのコルク組織でも年輪構造は確認されており、薄壁で放射径の大きいearly corkと、厚壁で放射径の小さいlate corkで構成される(Pereira et al. 1987, Surovy et al. 2009)。イスラエルに生育するニセアカシア(*Robinia pseudoacacia*)では、年間のコルク形成層活動の変化について、成長期の早い段階で“square thin-walled phellem cells”が形成され、その後“flat thick-walled phellem cells”が形成された(Waisel et al. 1967)。これらの細胞径や細胞壁の厚さの変化はカバノキ属樹種で見られたものと類似する。北米に生育するカナダトウヒ(*Picea glauca*)、カナダツガ(*Tsuga canadensis*)、バルサムモミ(*Abies balsamea*)においてもコルク組織の年輪構造が観察されたが、これらの針葉樹3種では、厚壁のコルク細胞が成長期の前期に形成され、薄壁のコルク細胞がその後の成長期の後期に形成されていた(Grozdzits et al. 1982)。コルク組織の成長輪における細胞の配列は、それぞれの属や種で異なる。

3.4.2 コルク形成層の起源と分化後の過程

幹における最初のコルク形成層の出現場所は樹種によって異なる(Waisel 1995, Evert

2006, Mauseth 2009, Evert and Eichhorn 2012)。一部の樹種で皮層(Mauseth 2009, Chiang and Wang 1984)または表皮(Mauseth 2009, Evert and Eichhorn 2012)から分化し、多くの樹種で表皮あるいは表皮下の細胞から分化する(Smithson 1952 and 1954, Esau 1953, Schneider 1955, Evert 2006)。1860年にSanioによって、カバノキ属樹種ではコルク形成層が表皮下の層から分化することが示された。本研究では、この知見について再確認するとともに、最初に形成されたコルク形成層が、年に一度の活動サイクルで何年にもわたり活動し続け、平滑部において形成されるコルク細胞の接線径は年々増加する、といったカバノキ属樹種におけるコルク形成層の分化後の過程まで新たに明らかとなった。

皮目は、一般に気孔の下から発達することが、木本の茎(Langenfeld-Heyser 1997 and literature therein, Graça & Pereira 2004, Evert and Eichhorn 2012)や果実(Bernhard 1961), ジャガイモ(Adams 1975)で報告されている。これに対して本研究では、ウダイカンバでは当年生枝において気孔と思われる構造が観察されず、皮目の発生と気孔との関係を明瞭に確認することができなかった。この皮目の発生位置に関する問題に関して、明らかな皮目が確認された試料の直前(5/13, 5/19)に採取した試料の当年生節間において、異形の細胞の小塊が観察されたことは注目すべきである。周皮が発達する前の当年生枝において気孔が見られない樹種はほかにもコブカエデ(*A. campestre*; Smithson 1952)と *Ulmus* × *hollandica* (Smithson 1954)で報告されている。気孔との位置的な関係を除き、この特異な細胞塊と類似した異形細胞の小塊はコルクガシの発達段階の皮目のコルク形成層においても観察されている(Graça & Pereira 2004のFigure 3)。さらに、明瞭に皮目とわかるような、filling tissueとclosing layerが形成された組織が観察された後には、これらの不規則的な形の細胞から成る細胞塊は観察されなかった。したがって、ウダイカンバにおいてコルク形成層の分化が進行しつつある時期(5/13, 5/19)に観察された異形の細胞から成る細胞小塊(Photo 3-14a)は、皮目の前駆体であると考えられる。

Rosner and Kartusch (2003)は、ヨーロッパトウヒ(*P. abies*)における皮目のfilling tissueとclosing layerの発達の季節変化を詳細に調べ、多くの細胞が崩壊して広い細胞間隙を有するfilling tissueと、細胞が崩壊せず配列して狭い細胞間隙を有するclosing layerにより構成されること、filling tissueが成長期の前期に形成され、closing layerは成長が終了

する時期に形成されることを報告した。第2章でも述べたように、ヨーロッパトウヒの皮目の構造的な特徴は、ウダイカンバのそれと類似するが、ヨーロッパトウヒではfilling tissueが成長期の前期に形成される際に、前年に形成されたclosing layerが崩壊する点では異なっていた。Rosner and Kartusch (2003)は、ヨーロッパトウヒの場合、このようなタイミングでfilling tissueの崩壊が起こることは、木部や師部が形成される成長期に皮目の通気機能が向上するため、立木の生命活動に好都合な仕組みであると述べている。これとは対照的に、本研究で調べられたウダイカンバのclosing layerは、少なくとも形成後数年は壊れずに残っていた。したがって、ヨーロッパトウヒの皮目についてRosner and Kartusch (2003)が述べた解釈は、ウダイカンバには当てはまらないと言える。

3.4.3 コルク形成層活動の季節変化

コルク形成層と維管束形成層では、季節的な活動の違いが見られた(Fig. 3-1)。コルク形成層が幹を一周連続して活動している期間は、同様に維管束形成層が活動している期間よりも短かった。北海道で工芸のためにカバノキ属樹種の外樹皮を剥皮して使っている人々の話では、カバノキの外樹皮がきれいに剥がせる期間は、6月中旬から7月上旬までの短い期間に限られるという(内山和子氏の私信による)。この限られた外樹皮採取期間は、本研究において2年生の節間でコルク形成層が一周連続して活動していた期間とほぼ一致する。

コルク形成層活動の季節変化に関しては、いくつかの報告がある(Waisel et al. 1967, Arzee et al. 1970 and 1977, Rosner & Kartusch 2003)。フユナラ(*Q. petraea*)の樹皮の構造と発達に関する最近の報告では、コルク形成層活動の季節変化を明らかにすることに失敗している(Gričar et al. 2015)。フユナラはリチドームを形成するタイプの樹種であり、二次師部内に断続的なコルク形成層が数年おきに繰り返し形成される。このような樹種では、成熟した幹において、部分的にコルク形成層齢が異なり、それに応じて細胞分裂能力も部分的に異なる場合があるため、コルク形成層活動の季節変化やコルク形成層の寿命を調べることに困難な場合があると予測できる。

本研究で用いたウダイカンバのコルク形成層は、部分的に活動している期間が長かったことから、たとえ長命で年輪を形成するような幹を一周完全に連続するコルク形成層

をもつ樹種の場合でも、その活動の季節変化を調べるのは必ずしも容易ではないことが明らかとなった。この結果から、成熟した幹において部分的な試料採取を行って調べたとしても、その部分のコルク形成層活動の様子が、幹全体のコルク形成層活動の様子を代表しているとは限らないということが言える。したがって、コルク形成層の寿命が長く、維管束形成層のように一周連続するカバノキ属樹種においても、成熟した幹におけるコルク形成層活動の季節変化について部分的な試料採取を行って調べることは困難であることが示唆される。Arzee et al. (1970)はイスラエルの乾燥地に生育する *Acacia raddiana* において、1月から9月にわたり維管束形成層が連続的に活動していたのに対して、5月から11月の間でコルク形成層が断続的に活動していたと報告した。ウダイカンバのような幹全体でコルク形成層活動が同調しない期間が長い樹種では、このような断続的な活動について、Arzee et al. (1970)が行ったように成熟な幹から部分的な試料を採取して調査することは困難である。また、Gričar et al. (2015)がフユナラにおける幹のコルク形成層活動の季節変化の解明に失敗した事象と同様に、Arzee et al. (1970)が行った *A. raddiana* の幹における局所的なサンプリング調査でも、コルク形成層が部分的に活動していたために、年に2回の活動期間に分かれたという結果になった可能性もある。

維管束形成層活動の制御因子については、温度や植物ホルモンについて調べられた例が複数ある(船田 2008)。トドマツや交雑ポプラ (*Populus sieboldii* × *P. grandidentata*) の幹において局所的に加温処理を施した部位では、同じ幹の非処理の部位よりも早く維管束形成層活動が始まった (Oribe et al. 2000, Begum et al. 2007)。また、ヨーロッパアカマツの樹幹にオーキシシン (IAA) を供与すると、形成層活動は促進され、供与した部位における木部生産量は IAA 供与量に依存して増加した (Sundberg and Little 1990)。これらの結果は維管束形成層活動において樹幹温度や植物ホルモンが重要な制御因子として働いていることを示している (船田 2008)。同じ側方分裂組織であるコルク形成層においても同様に、樹幹温度や植物ホルモンが制御因子として働くことが考えられるが、維管束形成層活動と開始・終了のタイミングが異なっていたため、必要な積算温度や植物ホルモン量が異なるか、あるいは全く別の制御因子が働いている可能性もある。

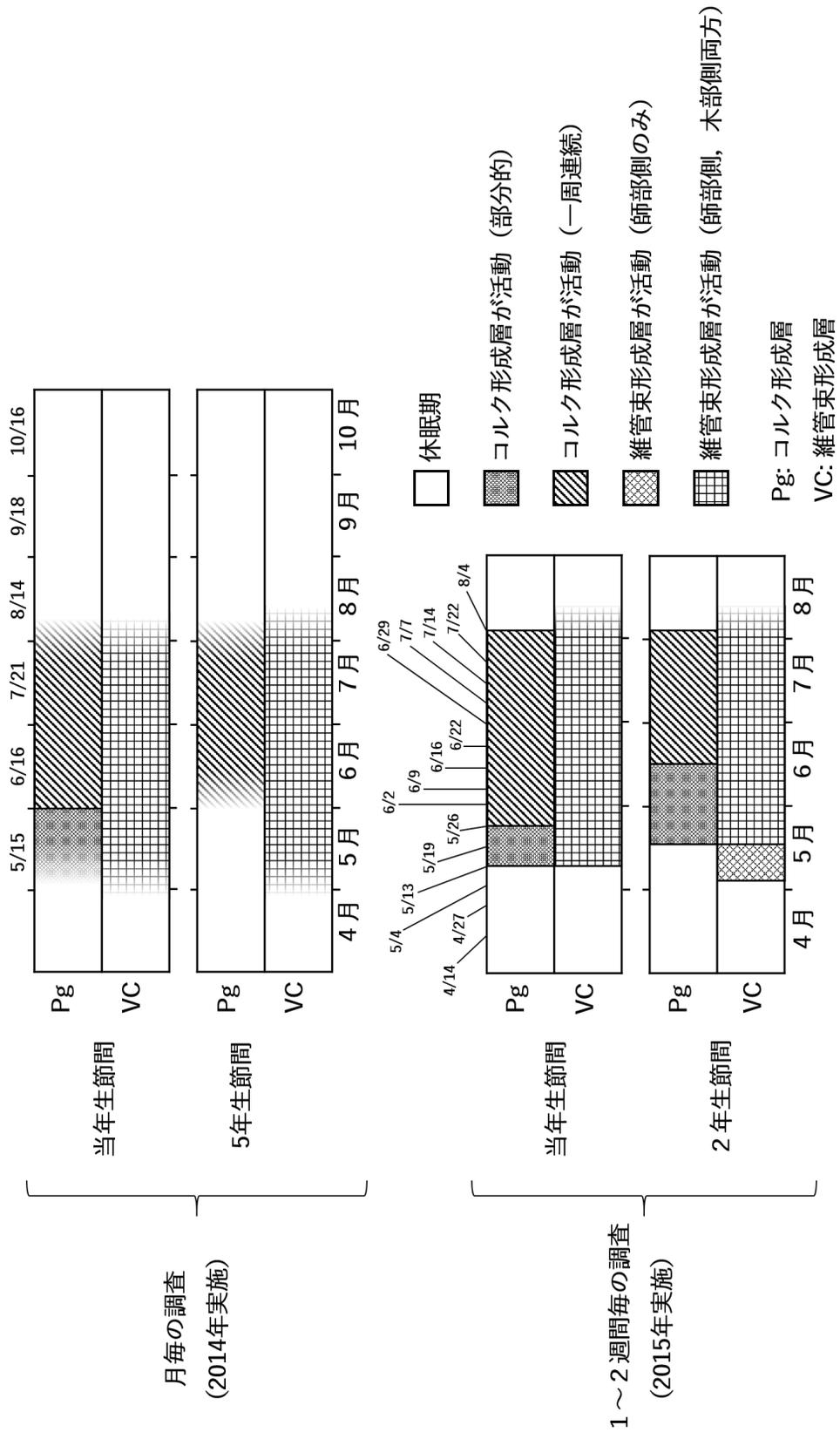


Fig. 3-1 ウダイカンバ枝条におけるコルク形成層および維管束形成層の活動の季節変化.

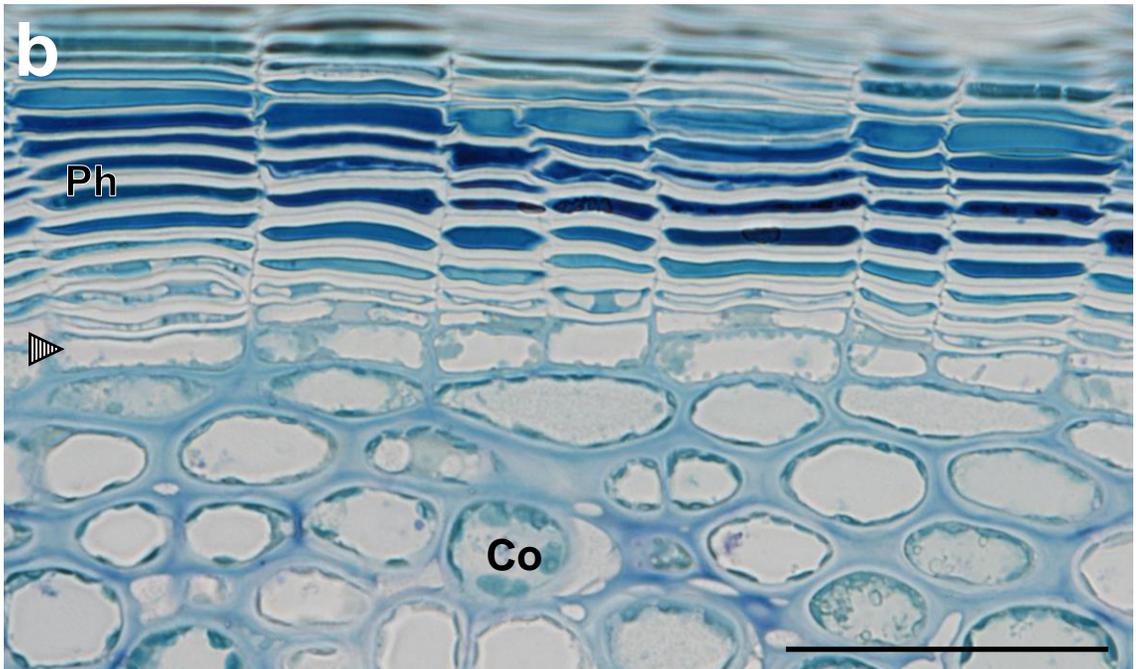
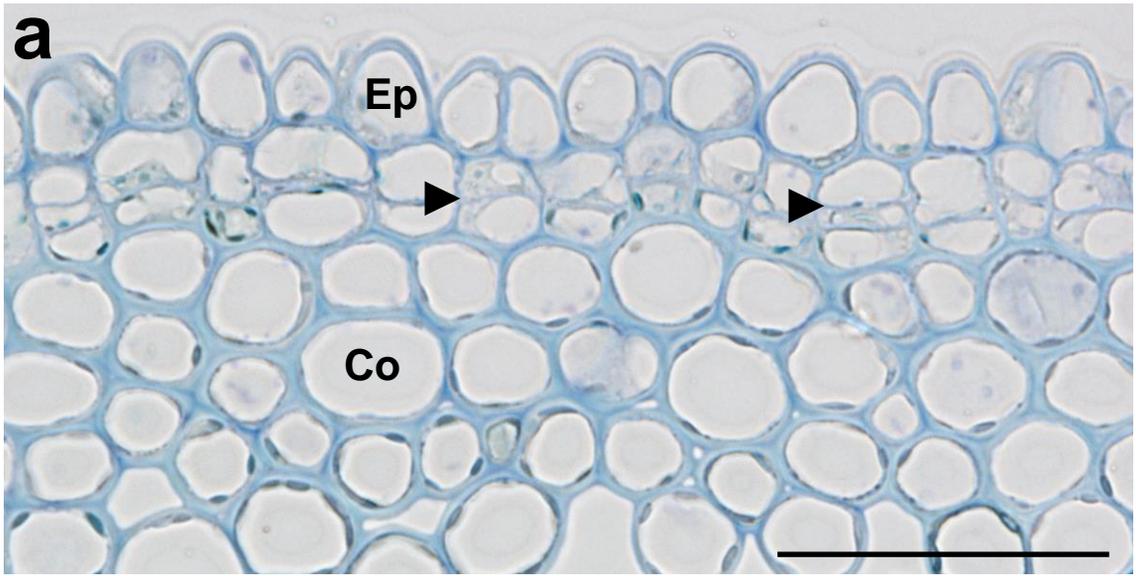


Photo 3-1 ウダイカンバ（2014年5月15日採取，札幌） 当年生節間の表皮付近の横断面(a)と5年生枝の平滑部の横断面(b)．トルイジンブルー染色．黒矢尻：並層分裂の分裂面．縞矢尻：コルク形成層．スケールバーは50 μm ．

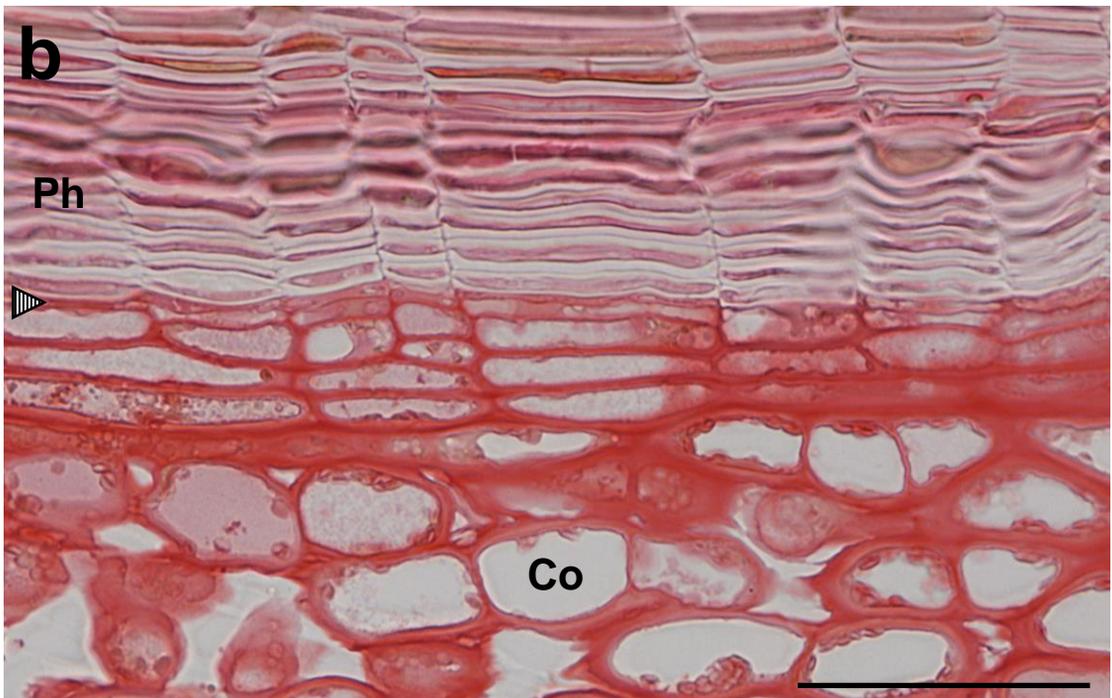
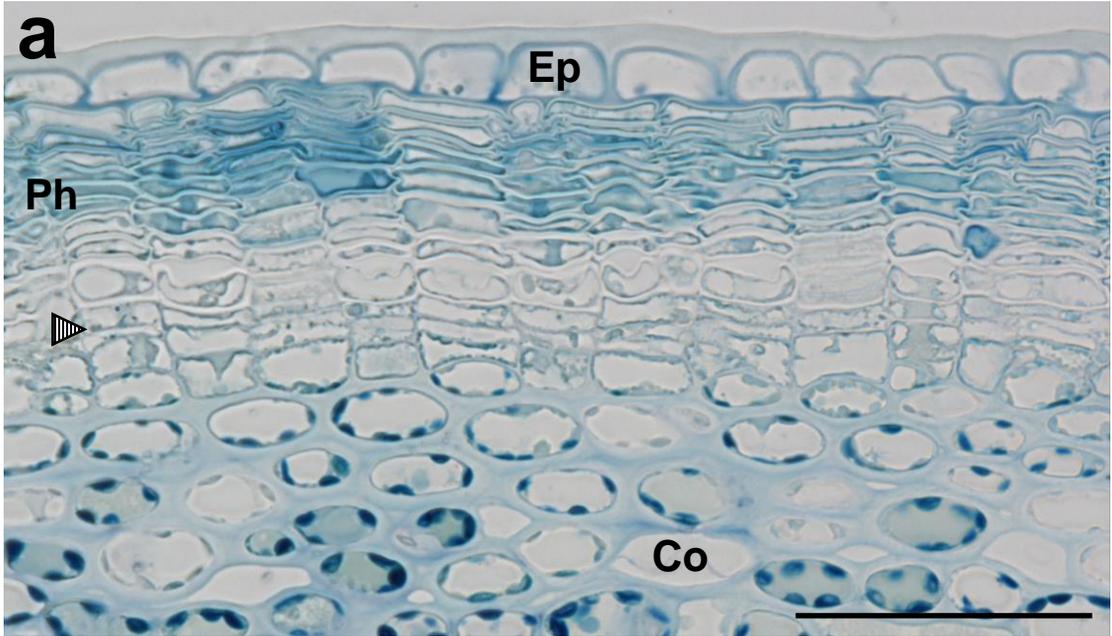


Photo 3-2 ウダイカンバ 当年生節間の表皮付近の横断面(a, 2014年6月16日採取, 札幌)と5年生枝の平滑部の横断面(b, 2014年7月21日採取, 札幌). トルイジンブルー染色(a)とサフラニン染色(b). 縞矢尻: コルク形成層. スケールバーは50 μm .

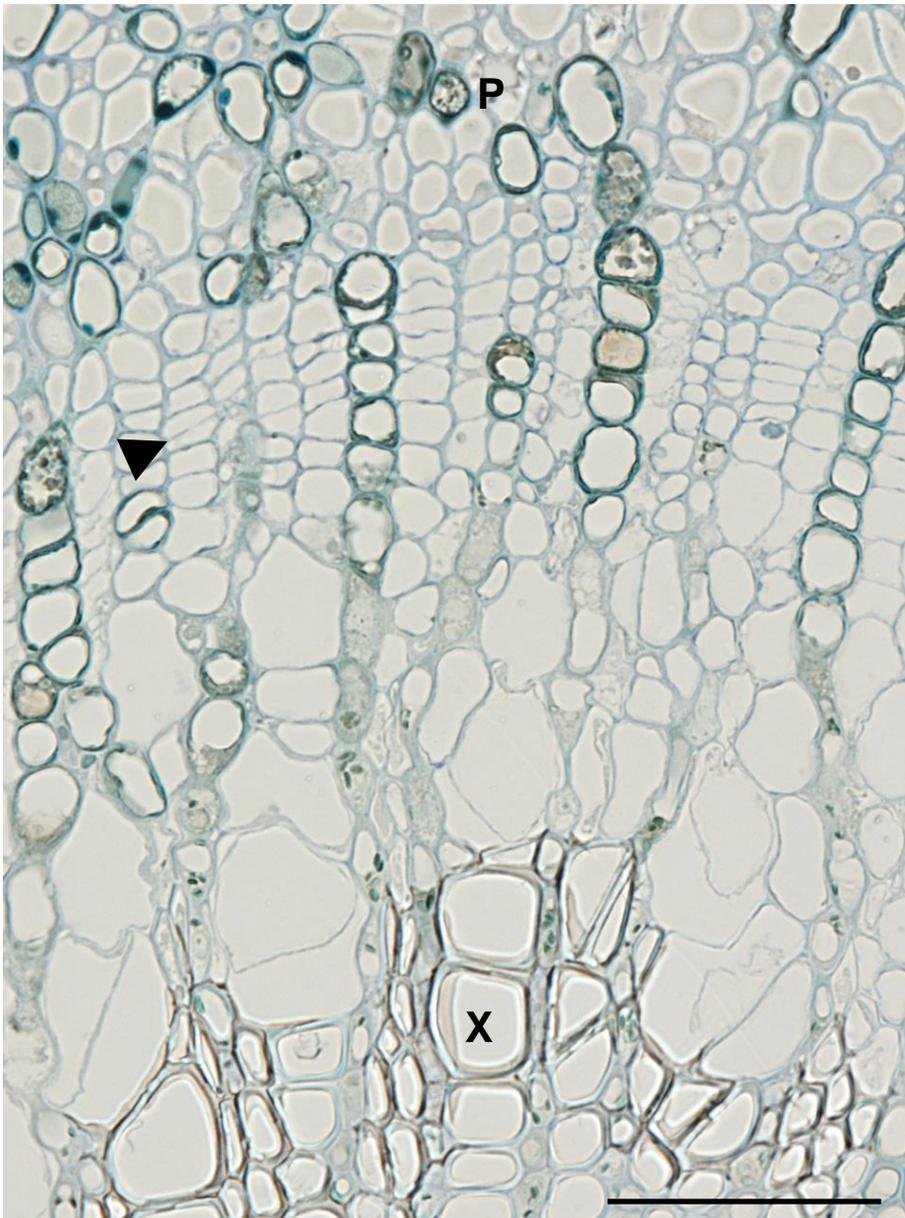


Photo 3-3 ウダイカンバ (2014年5月15日採取, 札幌) 当年生節間の維管束形成層付近の横断面. トルイジンブルー染色. 矢尻: 維管束形成層. スケールバーは50 μm .

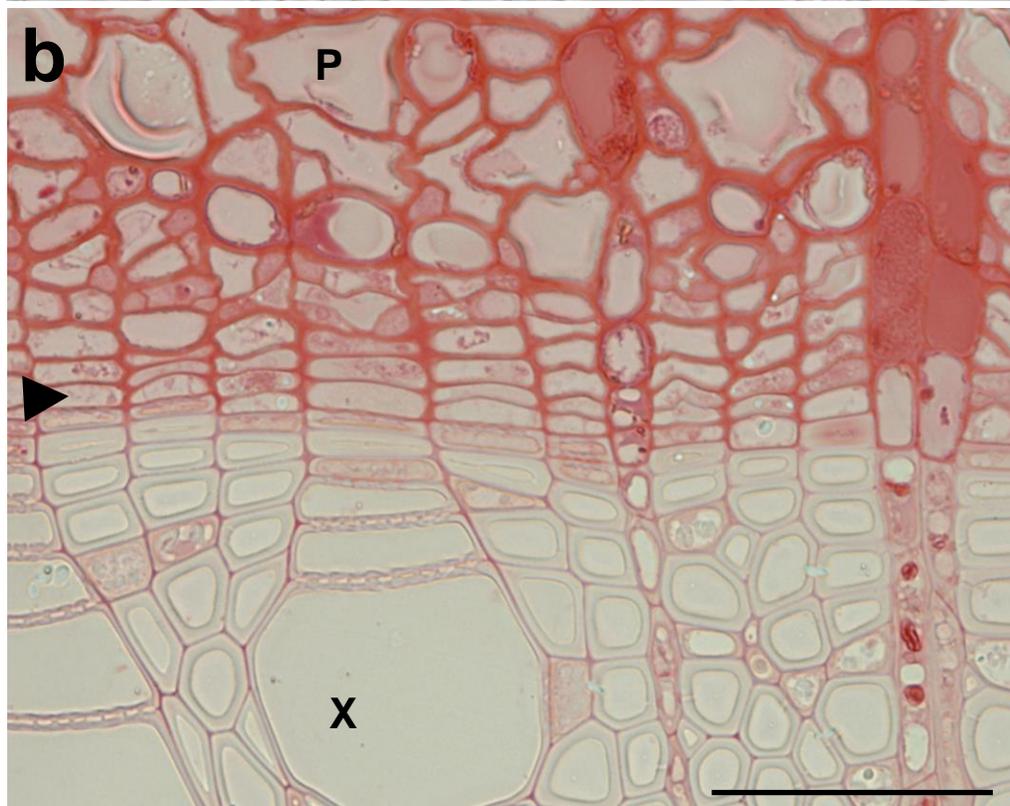
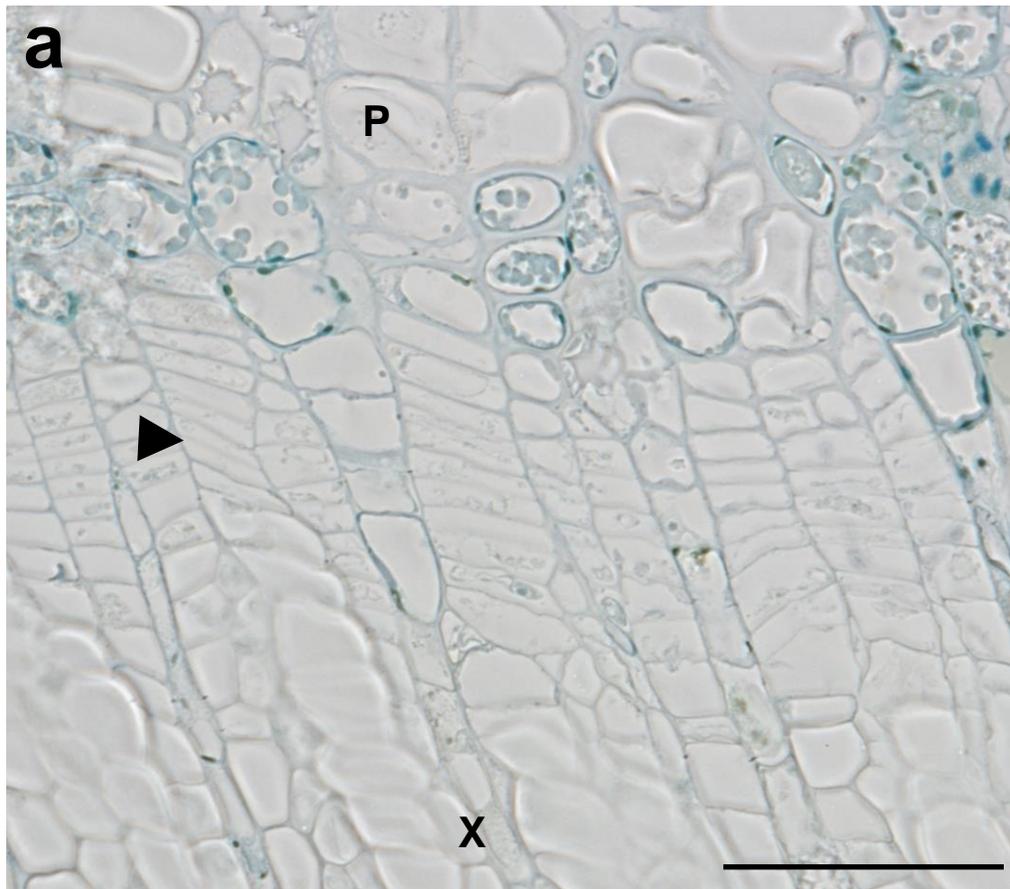


Photo 3-4 ウダイカンバ 5年生節間の維管束形成層付近の横断面. a: 2014年6月16日採取, 札幌, トルイジンブルー染色. b: 2014年7月21日採取, 札幌, サフランニン染色. 矢尻: 維管束形成層. スケールバーは50 μm .

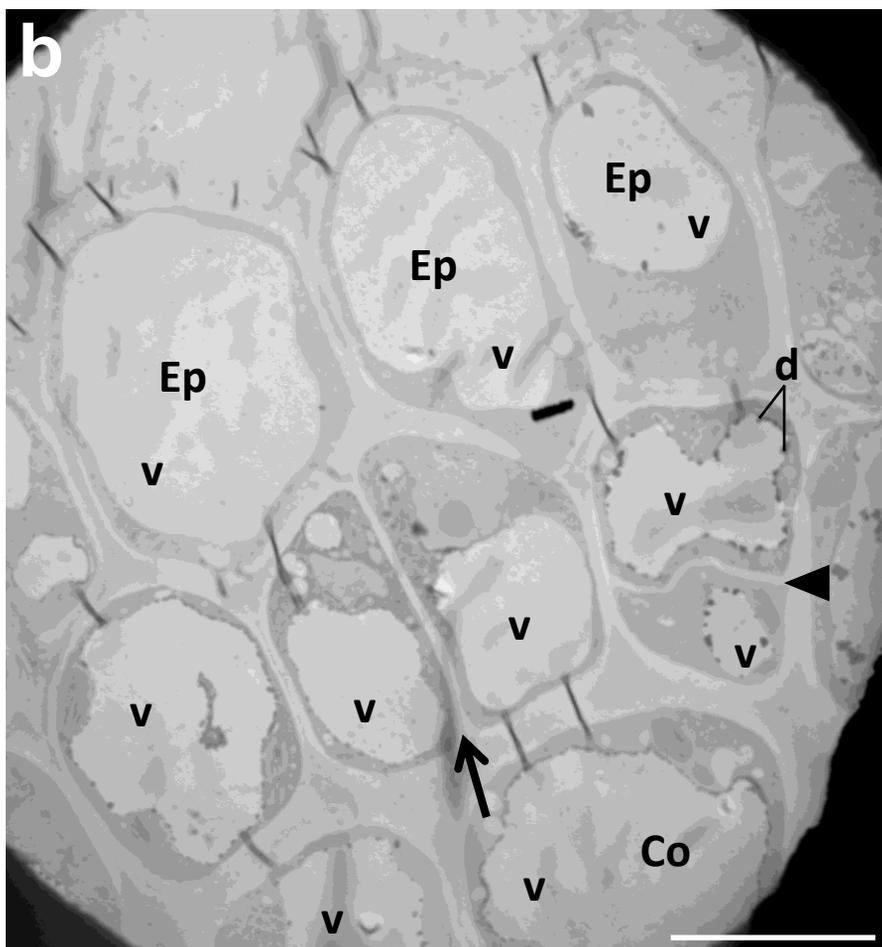
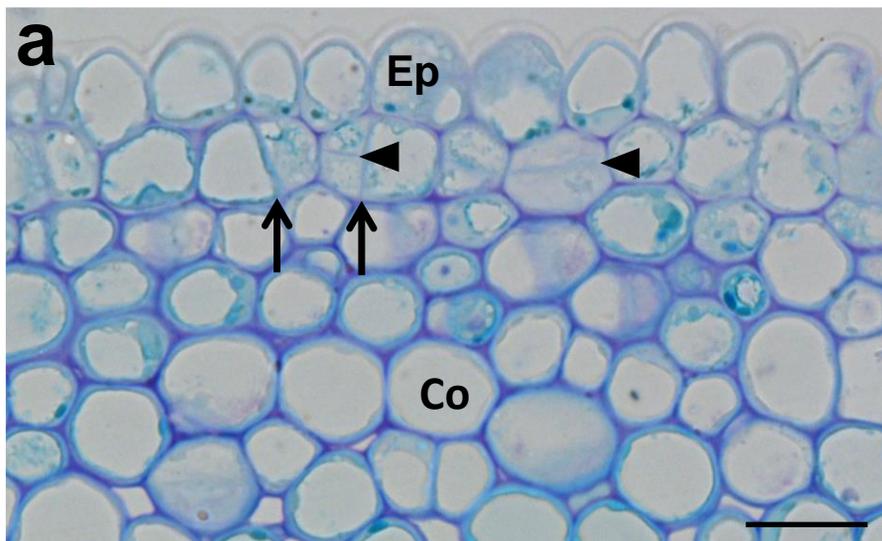


Photo 3-5 ウダイカンバ (2015年5月13日採取, 札幌) 当年生節間の表皮付近の横断面. 光学顕微鏡, トルイジンプルー染色(a). TEM, TIブルー染色(b). 矢印: 垂層分裂の分裂面. 矢尻: 並層分裂の分裂面. v: 液胞. d: 電子密度の高い物質. スケールバーは10 μm .

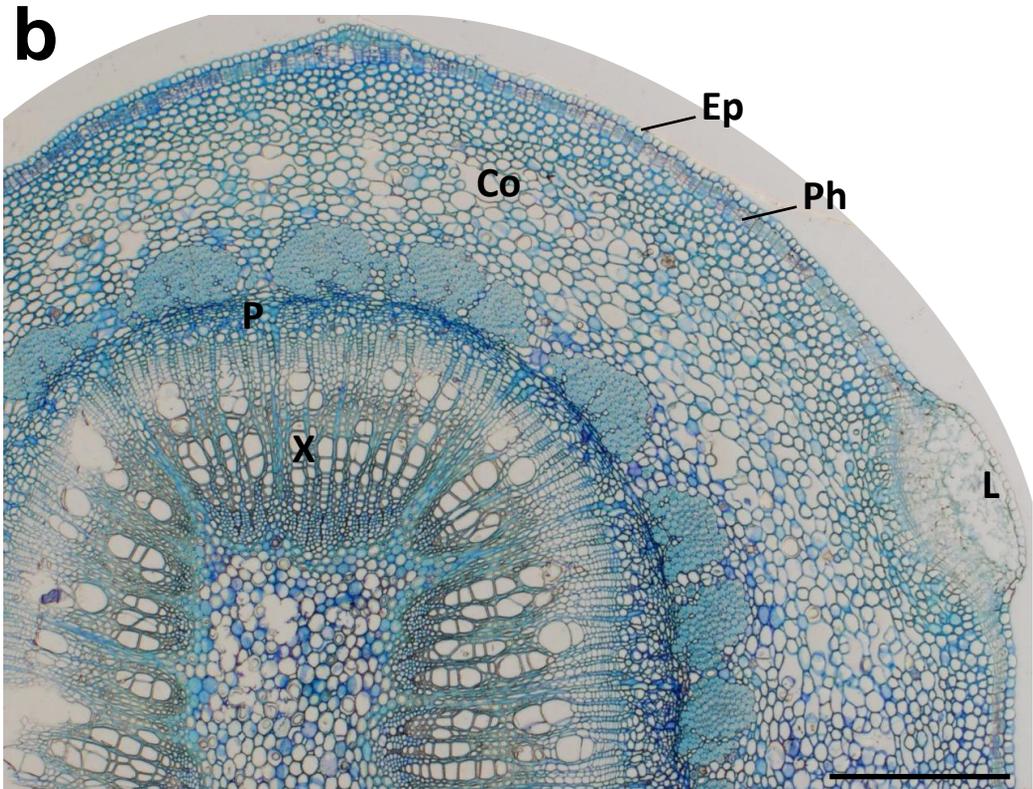
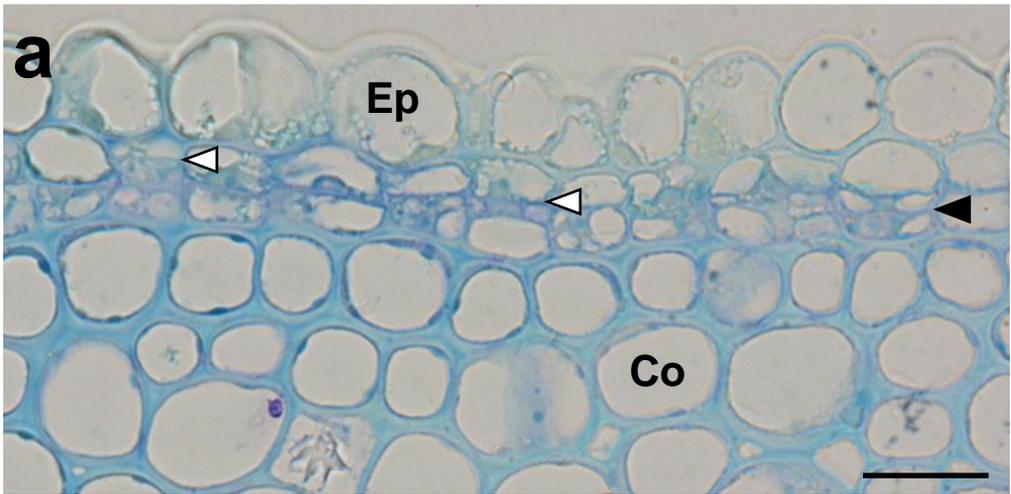


Photo 3-6 ウダイカンバ (2015年5月19日採取(a), 5月26日採取(b), 札幌) 当年生節間の横断面. トルイジンブルー染色. 白矢尻・黒矢尻: 最初の並層分裂後、2回目の並層分裂が外側の細胞(白矢尻)と内側の細胞(黒矢尻)で起きている様子. スケールバーは10 μm (a), 300 μm (b).

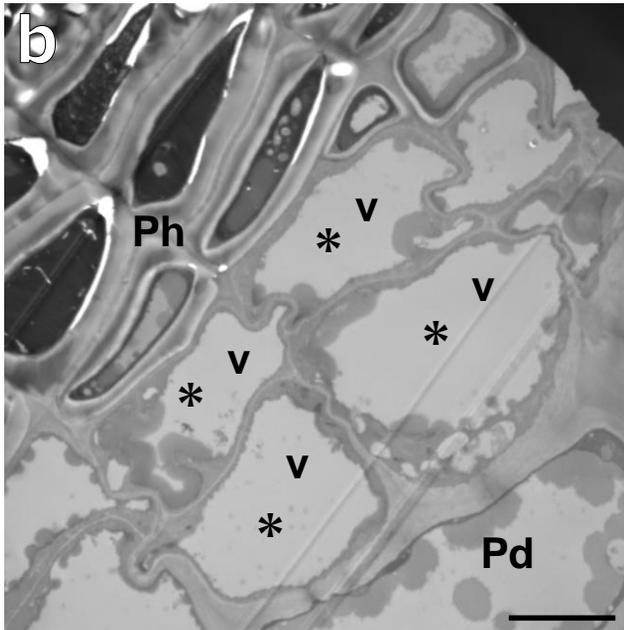
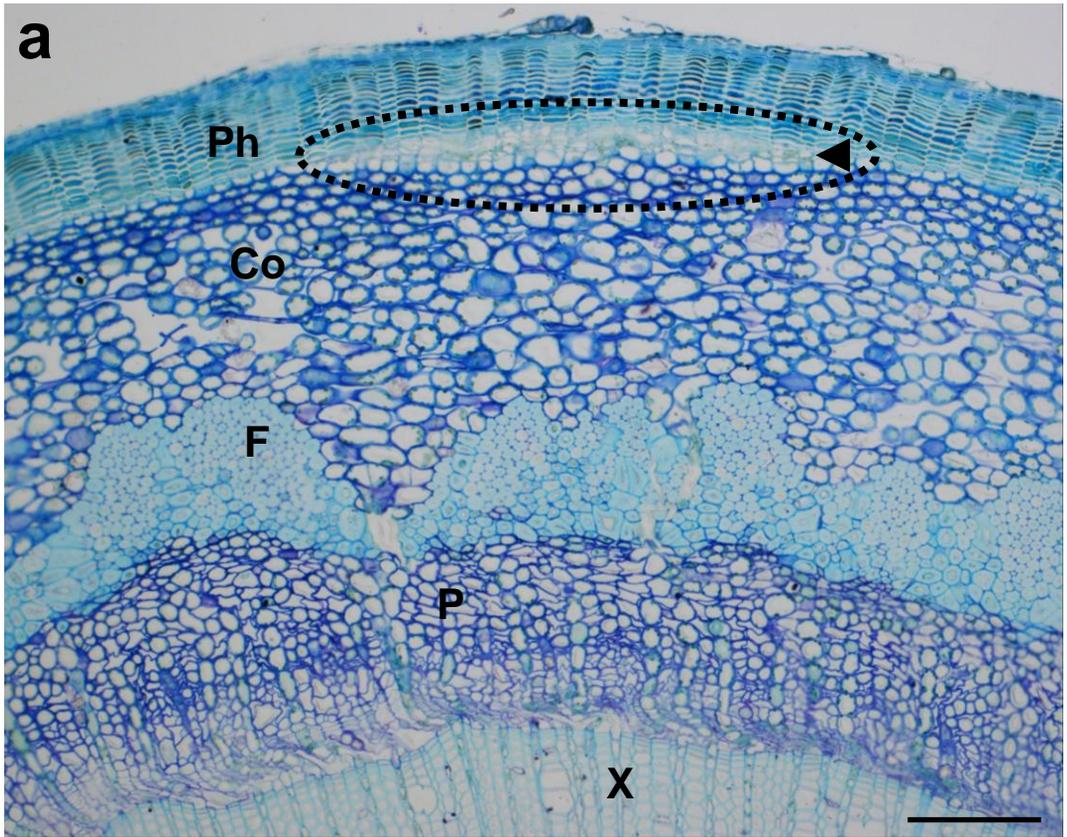


Photo 3-7 ウダイカンバ
 (2015年5月19日採取, 札幌)
 2年生節間の横断面. 光学顕
 微鏡, トルイジンプルー染色
 (a). TEM, TIブルー染色 (b).
 点線囲い: コルク形成層活動
 開始部位. 矢尻: コルク形成
 層. v: 液胞. アステリスク:
 コルク形成層細胞とそこから
 派生した細胞.
 スケールバーは100 μm (a), 5
 μm (b).

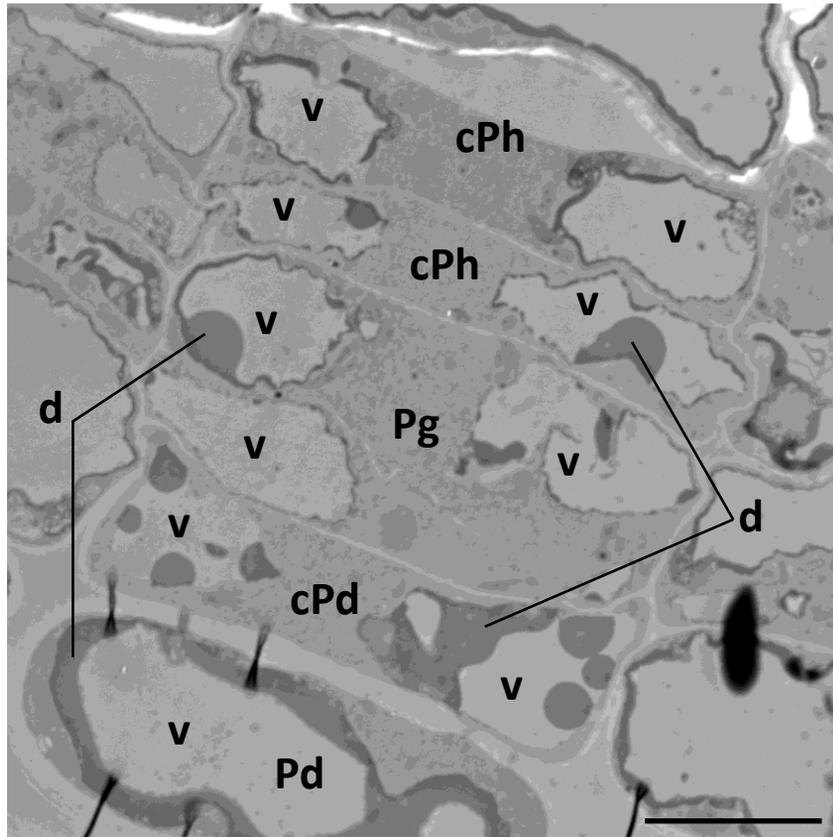


Photo 3-8 ウダイカンバ (2015年6月2日採取, 札幌) 当年生節間の横断面. TEM, TIブルー染色. cPh: 当年形成のコルク組織. cPd: 当年形成のコルク皮層. v: 液胞. d: 電子密度の高い物質. スケールバーは5 μm .

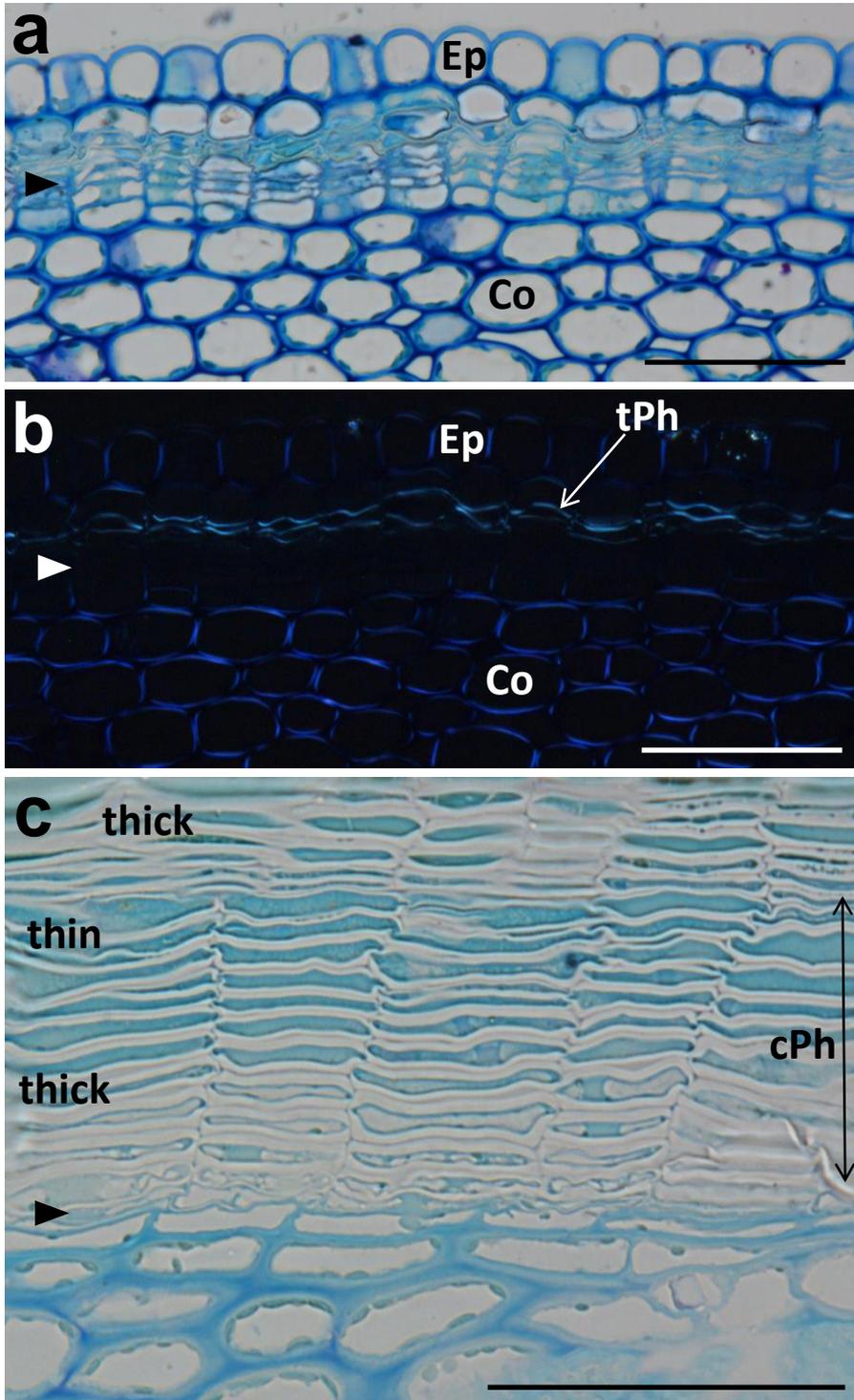


Photo 3-9 ウダイカンバ (2015年5月26日採取 (a, b), 2015年7月14日 (c), 札幌) 当年生節間 (a, b) と2年生節間 (c) の横断面. トルイジンブルー染色. a, b: 同一視野の明視野像 (a) と偏光像 (b). thin: 薄壁の細胞層. thick: 厚壁の細胞層. tPh: 二次壁が肥厚し始めたコルク組織. cPh: 当年形成のコルク組織. 矢尻: コルク形成層. スケールバーは10 μm .

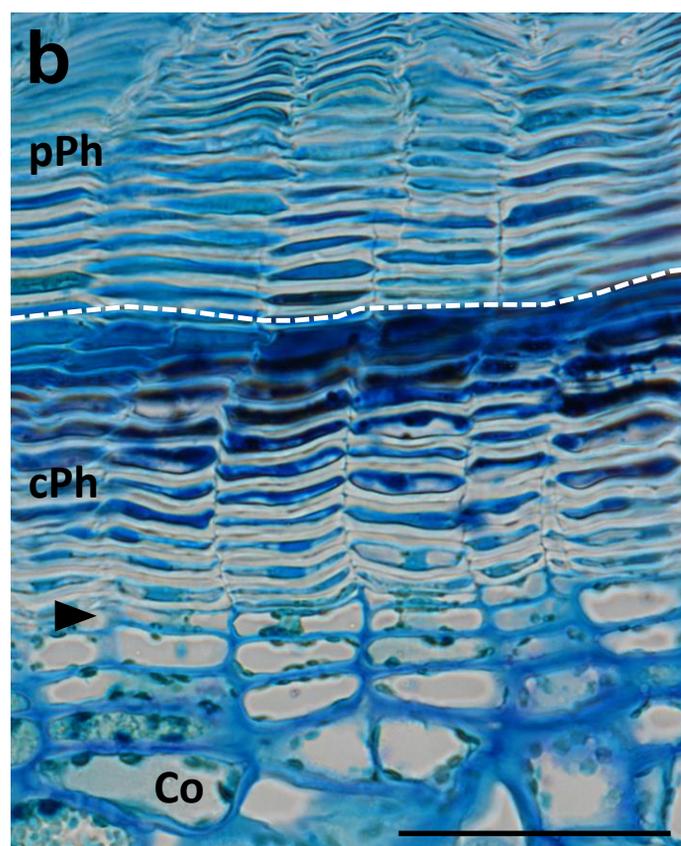
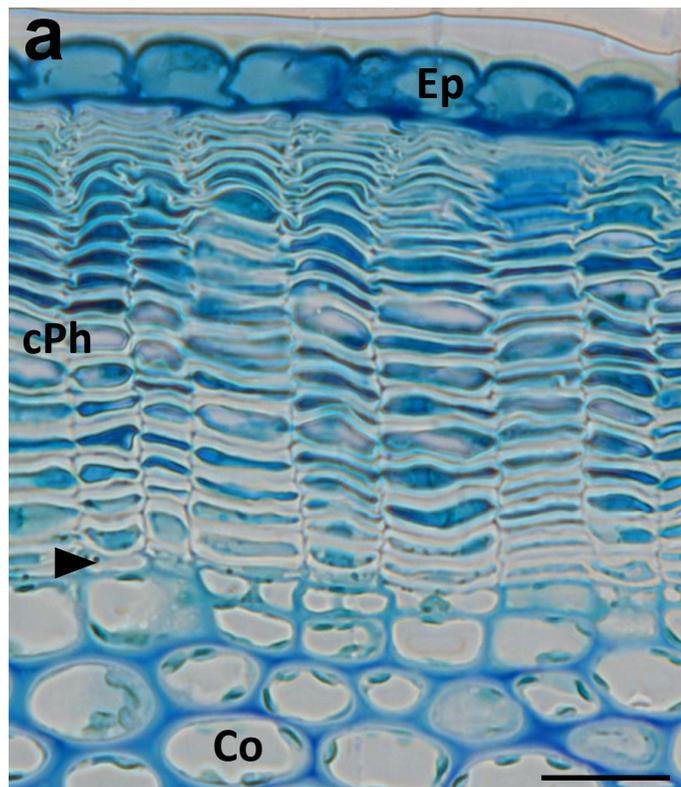


Photo 3-10 ウダイカンバ (2015年8月4日採取, 札幌) 当年生節間(a)と2年生節間(b)の横断面. トルイジンブルー染色. cPh: 当年形成のコルク組織. pPh: 前年形成のコルク組織. 破線: 前年形成コルク組織と当年形成コルク組織の境界. 矢尻: コルク形成層. スケールバーは20 μm (a), 50 μm (b).

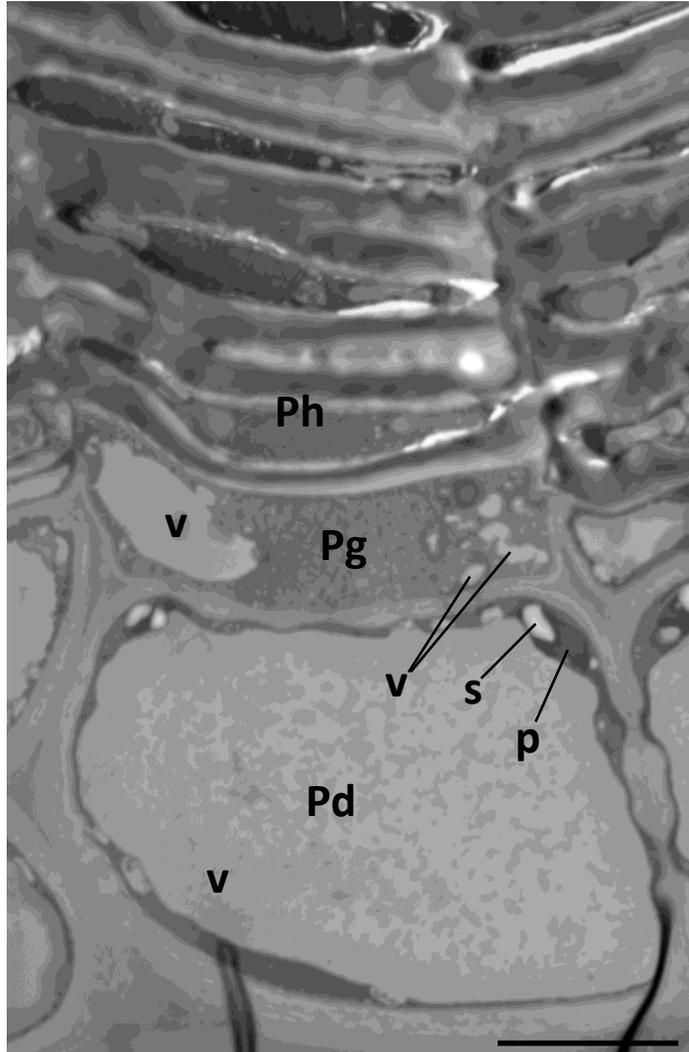


Photo 3-11 ウダイカンバ（2015年8月4日採取，札幌）2年生節間の横断面．TEM，TIブルー染色．cPh：当年形成のコルク組織．v：液胞．s：デンプン粒．p：プラスチド．スケールバーは5 μm ．

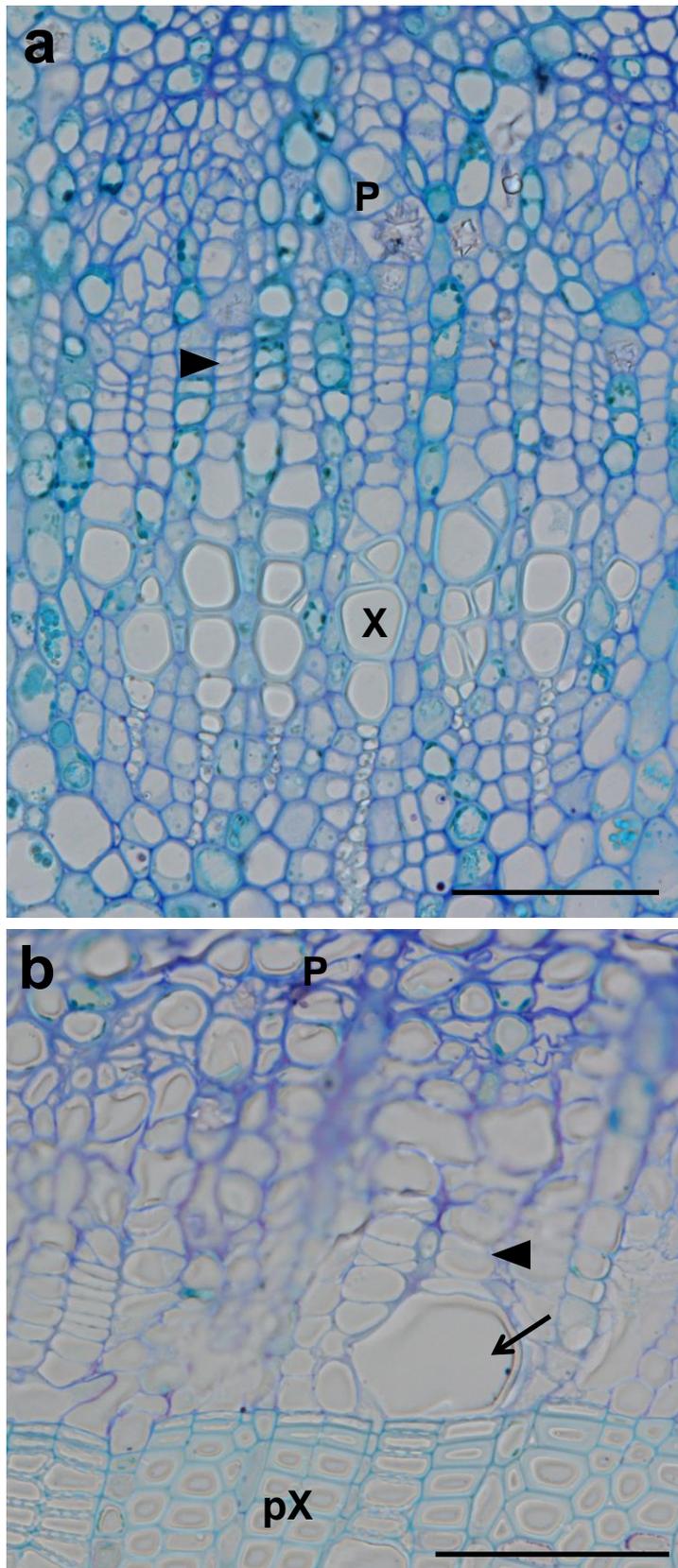


Photo 3-12 ウダイカンバ (2015年5月13日採取 (a), 2015年5月19日 (b), 札幌) 当年生節間 (a) と 2年生節間 (b) の横断面. トルイジンプルー染色. 矢尻: 維管束形成層. 矢印: 形成途中の道管. pX: 前年形成木部. スケールバーは50 μm .

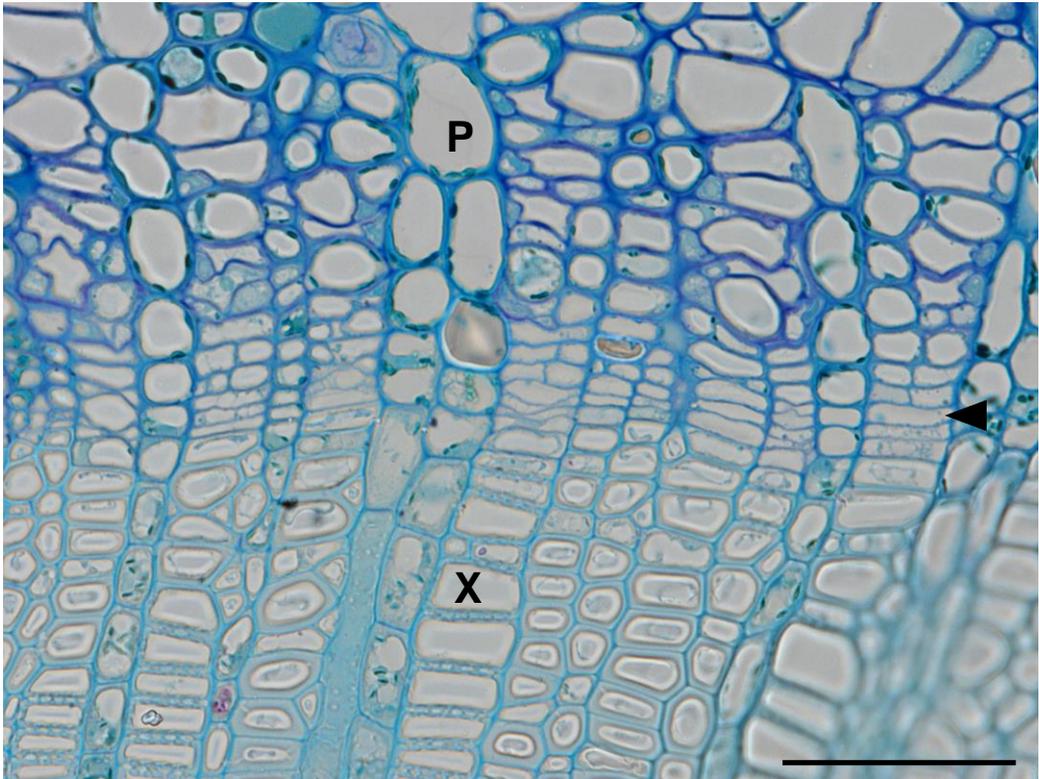


Photo 3-13 ウダイカンバ（2015年8月4日，札幌）2年生節間の横断面.
トルイジンブルー染色. 矢尻：維管束形成層. スケールバーは50 μm .

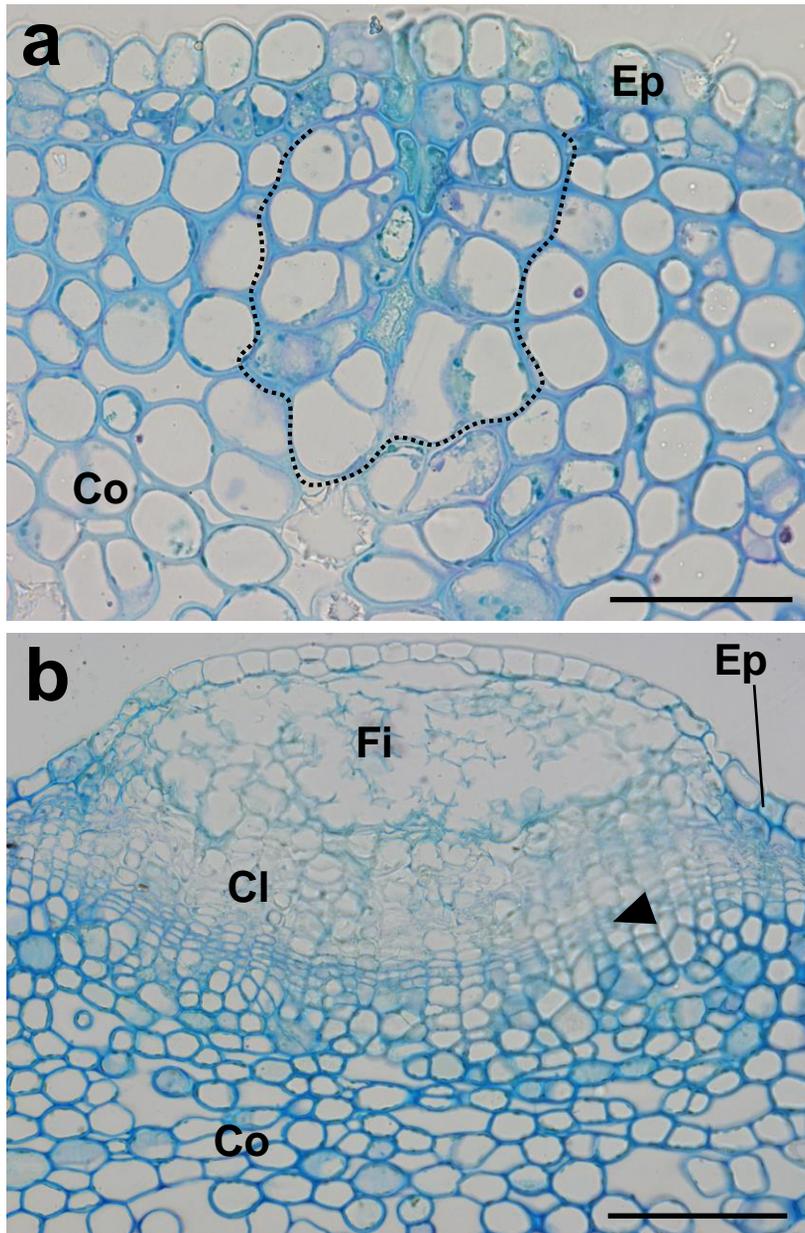


Photo 3-14 ウダイカンバ (2015年5月13日採取(a), 2015年5月26日(b), 札幌) 当年生節間の横断面. トルイジンブルー染色. 点線: 中心部にトルイジンブルーでよく染まる細胞を含む異形細胞から成る小塊. 矢尻: コルク形成層. スケールバーは50 μm (a), 100 μm (b).

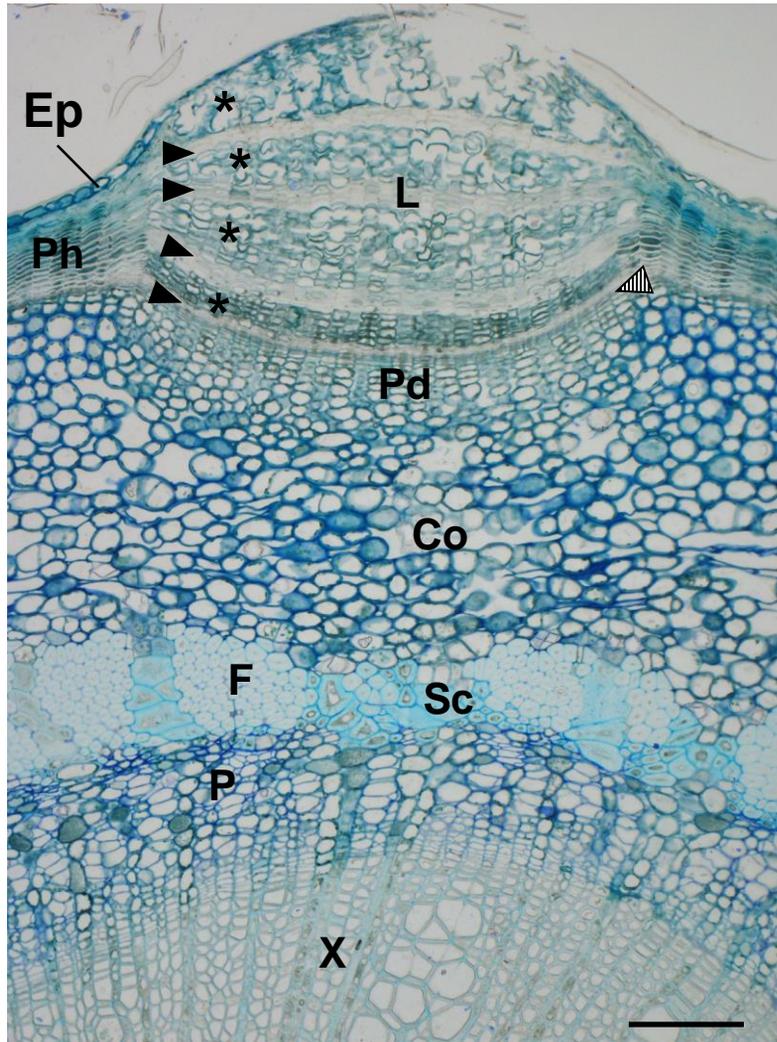


Photo 3-15 ウダイカンバ (2015年7月22日採取, 札幌) 当年生節間の横断面.
 トルイジンブルー染色. 縞矢尻: コルク形成層. アステリスク: filling
 tissue. 黒矢尻: closing layer. スケールバーは100 μm .

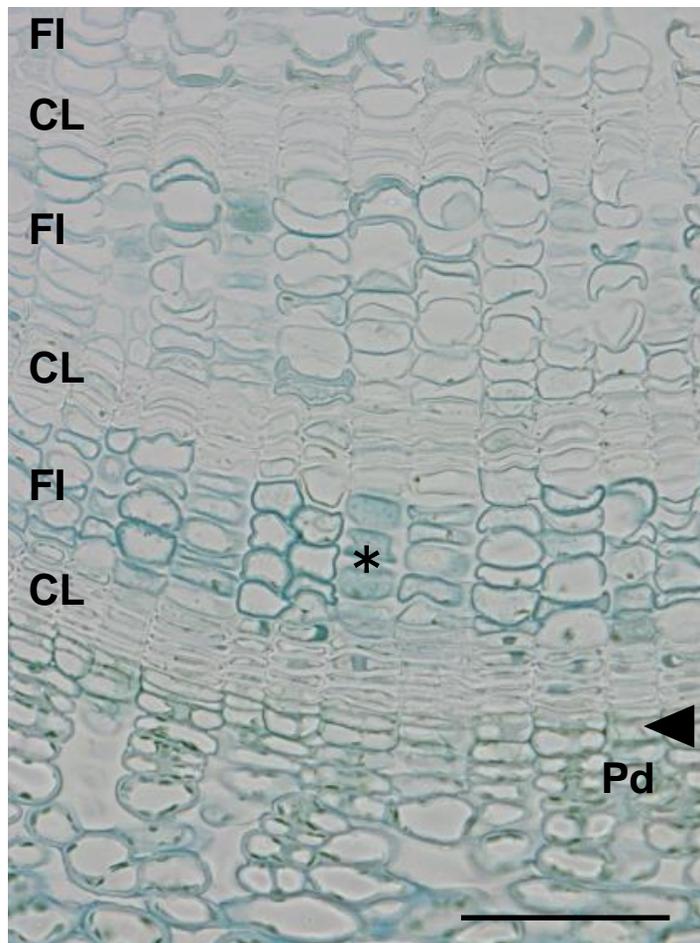


Photo 3-16 ウダイカンバ (2015年8月4日採取, 札幌) 当年生節間の横断面.
トルイジンブルー染色. 矢尻: コルク形成層. アステリスク: 最内のfilling
tissue. スケールバーは100 μm .

第4章 カバノキ属外樹皮の力学的性質

4.1 緒言

形成後に細胞が分化および分裂することのない外樹皮は、肥大成長にともない、接線方向に引張られ、限度を超えて引き伸ばされると裂けや剥離を起こし、やがて脱離する。この現象に対応するため、リチドームを形成する樹種では、幹を一周せず非連続的で、寿命の短いコルク形成層が、師部組織の外層に周期的に発生し、これにより新たに形成された周皮が、破壊・脱落した外側の周皮および死滅した師部に代わって内樹皮や木部組織を保護する。

一方、カバノキ属樹木のように、平滑な外樹皮をもつ樹種では、幹を一周して連続する長命なコルク形成層が、長年もしくは一生にわたり周皮を形成し続けることにより外樹皮を維持することは前章に示したとおりである。このカバノキ属樹木外樹皮のコルク組織は、前章および前々章で示したように年輪構造から判断して、直径 20 cm の幹では 20 年程度は破断脱落せずにとどまることは明らかである。なぜカバノキの白い平滑な外樹皮は肥大成長により円周方向に大きく伸ばされても破断しにくいのか、あるいは外樹皮組織内にはどれだけの応力が作用し、逆に肥大成長に影響しているのかといった外樹皮の力学的なメカニズムについては未解明である。

建材などに利用される木材の力学的性質や破壊形態に関しては多く調べられているものの(沢田 1958, 山田 1979, 佐伯 1973, 1988), 樹皮の力学的特性について調べた例は非常に少ない(Martin and Crist 1968, Rosa and Fortes 1991, Xu et al. 1997, Xu et al. 1998)。これまでの報告では、ヤマザクラの外樹皮は接線方向の延性が極めて高いことが示された(Xu et al. 1997)。カバノキ属樹木でもコルク組織が接線方向の引張により延びる性質をもつことが推測されるが、その外樹皮を用いた力学的性質を調べた例は筆者が調べた限りではない。

そこで、本章ではウダイカンバ(*B. maximowicziana*), シラカンバ(*B. platyphylla* var. *japonica*), ダケカンバ(*B. ermanii*), ヤエガワカンバ(*B. davurica*)を用いて、外樹皮の引張加力過程における力学的特性と組織構造の変化を調べた(渋井ら 2017)。さらに、立木樹幹の外樹皮に作用している接線方向の引張応力について知見を得るために、ウダイカ

ンバ，シラカンバの樹幹における解放ひずみ測定を行うとともに，ウダイカンバ外樹皮片を採取して応力緩和試験を試みた。

4.2 実験方法

4.2.1 材料

試料の概要を Table 4-1 に示した。

Table 4-1 本章で用いた供試材料の概要

試料 ID	樹種	DBH (cm)	用途	採取または試験実施部位	採取地	採取または試験実施日
①	ウダイカンバ	18	引・F	幹胸高部	天塩	2016年7月27日
②		20	引・F	幹胸高部	天塩	2016年7月27日
③		43	解	幹胸高部付近	苫小牧	2017年7月27日
④		42	応緩	幹胸高部	苫小牧	2017年8月4日
⑤	シラカンバ	35	引	幹胸高部	苫小牧	2016年7月13日
⑥		25	引	幹胸高部	苫小牧	2016年7月13日
⑦		37	引	幹胸高部	苫小牧	2016年7月13日
⑧		18.5	解	幹胸高部付近	札幌	2015年7月11日
⑨	ダケカンバ	26	引	幹胸高部	天塩	2016年7月27日
⑩	ヤエガワカンバ	未計測	引・F	枝(直径 5-6 cm)	足寄	2017年7月14日

苫小牧：北海道大学北方生物圏フィールド科学センター苫小牧研究林，天塩：同天塩研究林，

札幌：同札幌研究林，足寄：九州大学農学部附属北海道演習林。

引：引張試験。F：フラクトグラフィー。解：解放ひずみ試験。応緩：応力緩和試験。

4.2.2 外樹皮の水平方向引張試験

ヤエガワカンバ以外の樹種については、各個体の幹より縦 20 cm，横 20～30 cmの外樹皮を、カッターナイフあるいは接ぎ木ナイフ，平鑿を用いて採取した。採取した外樹皮は乾燥を防ぐため，含水させたキムタオルで包み，ジッパー付きビニール袋に密封し実験室に持ち帰り，試験体を作製するまでの間，4℃の冷蔵庫内で保管した。採取した外

樹皮より、SD型レバー式試料裁断機(SDL-100, ダンベル)を用いて試験体(Fig. 4-1; 全長: 115 mm, 両端の幅: 25 mm, 平行部長さ: 33 mm, 平行部幅: 6 mm)を作製した。試験体は主に外樹皮の接線方向が引張方向になるように作製し、湿潤状態と気乾状態のものを用意した。このとき、可能な限り皮目が平行部に入らないように作製したが、一部の試験体は平行部から皮目を完全に避けて採取することができなかった。試験体の概要を Table 4-2 に示した。また、シラカンバの⑥および⑦の試料のみ、樹軸方向が引張方向となる湿潤状態の試験体を3つずつ作製した。樹軸方向に長い試験体は全て平行部に皮目を含んだ。湿潤状態の試験体は、試験直前まで含水させたキムタオルに包みジッパー付きビニール袋に入れ、気乾状態の試験体は、試験直前まで丸まらないように濾紙で挟んだ上、平坦な金網間に拘束した状態で常温の室内にて静置した。試験体の平行部の断面積は、試験直前にノギスあるいはマイクロメーターを用いて計測した値から求めた。

Table 4-2 樹種別の試験体数(接線方向引張)、試験体の厚さ、気乾含水率および密度

樹種	試料 ID	湿潤 試験体	気乾 試験体	厚さ(mm) (湿潤)	気乾含水率(%)	密度(g/cm ³)
ウダイカンバ	①	18	4	0.79±0.07	3.22±0.03	0.69±0.1
	②	9	3	1.33±0.20	3.68±0.06	0.76±0.1
シラカンバ	⑤	6	2	3.56±0.68	3.33±0.08	0.62±0.02
	⑥	9	2	2.28±0.22	4.73±0.07	0.61±0.02
	⑦	9	3	1.68±0.12	3.06±0.04	0.68±0.04
ダケカンバ	⑨	8	5	0.76±0.02	3.37±0.04	0.75±0.04
ヤエガワカンバ	⑩	23	19	0.14±0.03	15.81±1.38	0.52±0.11

引張試験は、縦引張試験機(AGS-500D SHIMADZU, 島津製作所)を用いて、5 kN のロードセルを用いて引張速度 5 mm/min で測定した(Photo 4-1a)。ひずみ計測には、100 mm の変位計(DTH-A-100, KYOWA)超小型動ひずみ測定器(DC-104R, 東京測器)を用いた。

ヤエガワカンバについては、直径 5 ~ 6 cm の枝を用いた。長さ 50 cm 程度に切り出し、切り口を含水させたキムタオルで包み、ジッパー付きビニール袋に密封して実験室に持

ち帰り、試験体を作製するまでの間、4℃の冷蔵庫内で保管した。ヤエガワカンバの外樹皮は、最内の数層をのぞいてコルク組織の層が既に自然に剥離し、ほとんどの層は鋸状組織によって枝表面に留まっていた。最内の数層のコルク組織も、試験体作製過程で剥離したため、最内層から5層分のコルク組織の各層から別々に試験体を作製した。ヤエガワカンバについては、他種と同サイズの試験体を得ることが困難であったため、片刃カミソリを用いて徒手で試験体(Fig. 4-2; 全長: 30 mm, 両端の幅: 10 mm, 平行部長さ: 10 mm, 平行部幅: 1 mm)を作製した。引張試験は手動の引張試験機を用い、約 2 mm/min の速度で、5N のロードセル(LTS-500GA, KYOWA)を用いて行った(Photo 4-1b)。ひずみ計測には、10 mm の変位計(DT-10F, KYOWA)とデータロガー(UCAM-20PC, KYOWA)を用いた(Photo 4-1b)。応力の計算では、試験前に計測した値から計算した断面積を見かけの断面積として用いた。ひずみに関しては、挟んだ部分において応力が集中して伸びが大きくなる上に平行部とは断面積が異なるため、変位計で計測された値を見かけのひずみ(ϵ')として用いた。引張試験で得られた延性、引張強さ、比例限度の値については、水分条件(湿潤状態と乾燥状態)や、皮目起因で破断した場合と皮目以外の場所で破断した場合について、t 検定を用いて有意差検定を行った。

4.2.3 走査型電子顕微鏡によるフラクトグラフィー

引張試験によって変形した部位、および破断面の詳細な形状を、走査型電子顕微鏡を用いて観察した。ウダイカンバについては、湿潤状態にて引張試験を行った後の試験体と、コントロールとして引張加力を行っていない外樹皮試料を用いた。引張試験後の試験体は特に延性の高かった内層部分およびその破断部を気乾させた。ウダイカンバの引張加力を行っていない外樹皮試料は、気乾させたものとエタノールによる溶媒置換法で乾燥させた試料を用意した。3断面を観察するため、横断面および放射断面はカミソリを用いて切断し、接線断面は外樹皮を剥がした接線面あるいはそのままの接線面を用いた。ウダイカンバの引張加力を行っていない気乾させた試料の接線断面では、コルク組織全体の外層、中層、内層の各部位を観察した。ヤエガワカンバについては、湿潤状態にて引張試験を行った後の試験体の破断面を観察した。試料を SEM 用試料台に導電性接着剤(Colloidal Graphite (Isopropanol Base), TED PELLA)を用いて貼り付け、真空蒸着

装置(JEE-4X, JEOL)で Pt 蒸着を行った。試料は電界放射型走査型電子顕微鏡(JSM-6301F, JEOL)を用いて加速電圧 2.5 kV で観察した。

4.2.4 光学顕微鏡観察

引張試験によって変形した部位の構造変化を観察するため、ウダイカンバについて湿潤状態にて引張試験を行った後の試験体(特に延性の高かった内層のみ)と、コントロールとして引張加力を行っていない外樹皮試料の光学顕微鏡観察も行った。各試料は 2.2.2 と同様に樹脂包埋して作製した切片を 0.5% トルイジンブルー-O で染色し、光学顕微鏡で観察した。

4.2.5 ウダイカンバの外樹皮の細胞サイズおよび試料の厚さの計測

SEM 写真を用いて、非加力試料のコルク組織内層と外層、引張加力試料(コルク組織内層)のコルク細胞の接線方向の長さ($n=25$)、および引張加力後の試料の厚さを計測した。非加力試料の樹脂包埋切片の光学顕微鏡写真を用いて、内層から最外層の同一放射列における各層の薄壁と厚壁のコルク細胞の放射径を計測した(薄壁： $n=1\sim 5$ 、厚壁： $n=6\sim 7$)。細胞径の計測には Image J (Rasband 1997-2012)を用いた。また接線方向の長さ と軸方向の長さについては多重比較を行うため Tukey 検定を用いて有意差検定を行った。

4.2.6 立木の幹表面における外樹皮の解放ひずみ試験

試験は野外で行い、ウダイカンバは 2017 年 7 月 27 日(天候：晴れ)、シラカンバは 2017 年 7 月 11 日(天候：くもり)に行った。外樹皮に生じている成長応力を測定するため、連続して外樹皮が一周し、同じ高さに落枝跡や傷跡がない場所を選んだ。外樹皮表層の、汚れ たり捲れあがったりしている部分を取り除き、外樹皮中層を平滑に露出させた部分に、ひずみゲージ(ゲージ長：2 mm, KFGS-2-120-C1-11L3M2R, KYOWA)を、瞬間接着剤(アロンアルファ 一般用, 東亜合成)を用いて接線方向あるいは軸方向に貼り付け、1 時間以上経過後に試験を行った。試験は、接ぎ木ナイフを用いてひずみゲージの上側、下側、左側、右側の順番に、コルク形成層まで切り込みを入れて行い、コルク形成層から完全に剥

がすところまでのひずみを計測した。ひずみ計測には、超小型動ひずみ測定器(DC-104R, 東京測器)を用いた。

4.2.7 外樹皮の応力緩和試験

供試木として、Table 4-1 の④の個体を用いた。幹より縦約 20 cm, 横約 20 cmの外樹皮を, 4.2.2 と同様に採取して実験室に持ち帰り, 試験体を作製するまでの間, 4°Cの冷蔵庫内で保管した。試験体(Fig. 4-2; 全長: 30 mm, 両端の幅: 10 mm, 平行部長さ: 10 mm, 平行部幅: 1 mm)は外樹皮の外層を除き, 内層の 2-7 層を用いて作製し, 試験直前まで濡れたキムタオルで包み, ジッパー付きビニール袋に入れて冷蔵庫で保管した。応力緩和試験は, 恒温恒湿室(室温 23°C, 湿度 50%)内の手動の引張試験機および 5N のロードセル(LTS-500GA)(Photo 4-1b)を用いて, 4.2.2 の引張試験で計測されたウダイカンバの比例限度の 60%($n=2$), 80%($n=2$), 100%($n=1$)の変位まで約 1.2mm/min の速度で引っ張った時点から行った。ひずみ計測には, 10 mm の変位計(DT-10F)データロガー(UCAM-20PC)を用いた(Photo 4-1b)。

4.3 結果

4.3.1 水平方向引張に対する変形・破壊挙動

・ウダイカンバ, ダケカンバ, シラカンバ

3樹種ともに湿潤試験体は大きな延性を示した(Fig. 4-3)。とくにウダイカンバが最もよく伸び、元の長さの3倍以上に伸びた試験体も存在した。湿潤試験体では、コルク組織の外層側から層ごとに順次段階的に破断したため(Fig. 4-4:b~d)、鋸歯状の応力-ひずみ曲線を描いた(Fig. 4-4)。引張応力は最初に外層が破断する際に最大となることが多く(Fig. 4-4)、一部の試料では外層から2~3層目で最大となり、外層から段階的に破断して残存する層数が少なくなるとともに応力は低下した。内層部分が伸びる際には肉眼でわかる程度に平行部の幅が徐々に小さくなっていった(Fig. 4-4:a~d)。特にその現象が顕著に見られたウダイカンバで、平行部が裂けたりせずに破断直前まで平行部の幅の減少が見られた試料について平行部の幅を測定したところ、もとの平行部の幅に対して破断直前の平行部の幅がそれぞれ①: 0.63 ± 0.05 倍($n=8$)、②: 0.64 ± 0.01 倍($n=5$)となっていた。破断後の試料は、内層側に湾曲し、剥離した各層は波打っていた(Photo 4-2)。

これに対して、気乾試験体の延性は小さかった(Fig. 4-3)が、引張比例限度応力および引張最大応力は気乾試験体の方が大きい値を示した(Fig. 4-5, 4-6)。したがって、乾燥することにより剛性が向上していた。気乾試験体では湿潤試験体のような段階的な破断および肉眼でわかる程度の平行部幅の減少はみられず、一部の試料では最初に最外層のみ破断したが、ほとんどの試料で全層一気に破断していた。

皮目の影響を調べたところ(湿潤試料のみ)、比較的低い応力で皮目から破断した(以下皮目起因と記す)試料の延性は、皮目以外の場所で破断した試料よりも低かった(Fig. 4-7)。一方で、引張比例限度応力や引張最大応力に関しては、ダケカンバの引張強さなど、皮目起因で破断した試料の方が小さい値を示した樹種もあったが、顕著な皮目の影響は見られなかった(Fig. 4-8, 4-9)。

シラカンバにおいて軸方向の湿潤試料の引張試験を行ったところ、すべての試験体で皮目から破断した。引張最大応力が 1.8 ± 0.8 MPa、延性が 2.3 ± 0.5 % (ともに平均 \pm SD)となり、接線方向の湿潤試料の引張試験結果よりも小さな値を示した(Fig. 4-10)。

・ヤエガワカンバ

ヤエガワカンバでは最初からコルク組織が薄紙状に剥離していたため、各層ごとに試験体を作製して試験を行ったが、最内層～5層目までの各層ごとの引張試験結果で有意な違いは見られなかったため、各層の結果を統合して Fig. 4-3, 4-5, 4-6 に示した。ヤエガワカンバにおいても、引張比例限度応力と引張最大応力について、湿潤試験体と気乾試験体では気乾試験体の方が有意に大きい値を示した(Fig. 4-5, 4-6, 4-11)。一方で、延性に関しては湿潤試験体の方が気乾試験体よりも有意に大きかったが、ウダイカンバやダケカンバほどの差は見られなかった(Fig. 4-3, 4-11)。

4.3.2 フラクトグラフィー

破壊形態の用語は佐伯(1988)による。破壊と破断の語の使い方については、「破壊」は広く破壊現象をまとめて言い表すとき、ならびに分断する破壊において、き裂の進行や分断の仕方の特徴などを表すときに「〇〇破壊」のように用い、「破断」は、分断により生じた破片の形や分断面(破断面)の構造などを具体的に示すときに「〇〇破断」のように用い、単独には分断と同じ意味に用いることとする(佐伯 1988)。

・ウダイカンバ

引張加力試験で最後に破断した内層部分の試料では、①、②の試料ともに当年形成中の年輪(薄壁と厚壁の対)の他に3年輪のコルク組織の層が観察された(Photo 4-3)。コントロールの試料(後述)と比較すると、当年形成中の層とその外側の厚壁の細胞層が顕著に放射方向につぶれていた(Photo 4-3)。その外側の表面(接線断面)には、細胞内容物あるいは細胞壁の縦割れが見られ(Photo 4-4)、薄壁の細胞では、細胞内容物の縦割れが主に見られ、細胞壁には延ばされた後に縮むことで生じたようなたるみ状の周期的な凹凸が見られた(Photo 4-4a)。一部の厚壁の細胞では、縦割れが細胞壁まで至っているものが見られた(Photo 4-4b)が、横断面では細胞壁の破壊は一部の薄壁の細胞をのぞいてほとんど見られなかった。コントロールの試料(後述)と比較すると、当年形成中の年輪と前年形成年輪の厚壁の細胞層が顕著に放射方向につぶれていた(Photo 4-3)。

破壊は、細胞を分断する形で起こる壁切断破壊(佐伯 1988)であり、細胞の引き抜け(佐

伯 1973, 1988)は見られなかった(Photo 4-5)。また、所々で破断面の移行が生じていたものの、壁切断は引張方向に対して垂直に近い方向へ直線的に生じていた(Photo 4-5a)。個々の細胞レベルで見ると、細胞壁の破壊は加力方向に対して垂直に破断する直交破断(佐伯 1988)であった(Photo 4-5b)。細胞壁の破断面においては、木部細胞の破断面で多く見られるようなとげ状のマイクロフィブリルやひだ状パターン(佐伯 1973, 1988)は観察されなかった(Photo 4-5b)。また、木部細胞の平坦な破断面で見られる $400\sim 600\text{Å}$ の粒状構造(佐伯 1973)は観察されなかった。

引張加力を行っていないコントロール試料では、コルク組織の中層から外層にかけて組織が放射方向につぶれていく様子が観察され、外層ではつぶれて細胞内腔がほとんど見えなくなっていた(Photo 4-6)。気乾試料では薄壁の細胞内に細長いフィラメント状の物質が多く含まれ、細胞内腔からあふれ出て細胞壁の破断面を覆うものも見られたが(Photo 4-7a)、エタノール処理をした試料では薄壁の細胞内に細長い筋状の物質はごくわずかにしか観察されなかった(Photo 4-6)。外層の薄壁の細胞では、細胞内容物の縦割れが見られた(Photo 4-7a)。薄壁の細胞の細胞内容物の縦割れは、内層から外層に遷移するとともに割れの幅が広がっていた(Photo 4-8)。厚壁の細胞層と薄壁の細胞層ともに引張加力を行っていないコントロール試料では細胞壁まで至る縦割れは見られなかった

・ヤエガワカンバ

ヤエガワカンバにおいても、破壊は細胞を分断する形で起こる壁切断破壊で、加力方向に対して垂直に破断する直交破断であった(佐伯 1988, Photo 4-9)。3層構造をしている細胞壁のうち、外層は断面が滑らかでササクレなどは見られなかったが、内層は壁層レベルの滑りが生じている様子が観察された(Photo 4-10)。この内層は、破断面が滑らかで一般的な外層とは異なり、木部細胞の平坦な破断面で見られる $400\sim 600\text{Å}$ の粒状構造(佐伯 1973)は観察されなかった。2.3.1.2 において偏光顕微鏡で複屈折を示さなかった厚壁細胞の細胞壁中層は、破断面上で他の壁層と別個の層として確認することが困難であった。内層が引き抜かれている部分では、らせん状に配向したこの壁層の断片が見られた(Photo 4-10: 矢印, 矢尻)。

4.3.3 ウダイカンバの外樹皮の光学顕微鏡観察

引張加力後の変形部(コルク組織内層)と非加力試料の光学顕微鏡観察を行ったところ、SEM 観察と同様に引張加力後のコルク組織内層の薄壁の細胞内容物に縦割れが観察された(Photo 4-11a: 矢印)。一方で非加力試料の内層には細胞内容物の縦割れは観察されなかった(Photo 4-11b)が、外層では薄壁の細胞において割れの幅の比較的広い縦割れが見られた(Photo 4-12)。また、引張加力後の変形部および非加力試料の外層では細胞壁が接線方向に通直であるのに対し、非加力試料の内層では細胞壁が波打っていた(Photo 4-11, 4-12)。

4.3.4 ウダイカンバの外樹皮の細胞サイズおよび層の厚さ

ウダイカンバのコルク細胞の接線方向の長さについては、非加力試料のコルク形成層付近(内層)と、コルク組織の最外層付近(外層)では、それぞれ①内層： $58.2 \pm 13.8 \mu\text{m}$ 、①外層： $109.5 \pm 22.4 \mu\text{m}$ 、②内層： $57.1 \pm 11.8 \mu\text{m}$ 、②外層： $96.8 \pm 26.2 \mu\text{m}$ で、外層は内層の1.88倍(①)と1.69倍(②)であった(Fig. 4-12)。引張加力後のコルク細胞(コルク組織内層)の接線方向の長さは、それぞれ①： $82.7 \pm 18.9 \mu\text{m}$ 、②： $112.0 \pm 15.4 \mu\text{m}$ で、非加力試料の内層の1.42倍(①)と1.96倍(②)であった(Fig. 4-13)。

非加力試料のコルク細胞の放射径については、内層から外層にかけて、薄壁の細胞と厚壁の細胞ともに放射径が減少していた(Fig. 4-14, 4-15)。薄壁と厚壁の細胞では、薄壁の細胞の方が減少の度合いが大きかった(Fig. 4-15)。

SEMにより計測した引張加力後の試料の最後まで残存した部分の厚さは、①： 0.175 mm 、②： 0.239 mm であった。また、ノギスを用いて計測した湿潤状態の試験体の平行部の厚さは、①： $0.79 \pm 0.07 \text{ mm}$ 、②： $1.28 \pm 0.16 \text{ mm}$ であった。SEM試料は乾燥状態であり、試験前の試験体は湿潤状態であるため正確な比較はできないが、それを無視すると破断後に最後まで残存した部分の厚さはそれぞれ元の厚さの約0.2倍となった。併せて4.3.1で得られた破断直前の平行部の幅の減少率が約0.6倍であったため、破断時の断面積は約0.12倍となる。破断時の断面積が0.12倍となると仮定すると、平行部が裂けたりせずに破断直前まで平行部幅の減少が見られた試料における破断時の応力は、それぞれ①： $38.68 \pm 8.08 \text{ MPa}$ 、②： $29.22 \pm 4.5 \text{ MPa}$ と推定され、それぞれ引張最大応力の①： 4.43 倍、②： 2.84 倍の値となった(Fig. 4-16)。

4.3.5 外樹皮の解放ひずみ

両樹種ともに、上下の切れ込みでは、接線方向の変化はほとんどなく、軸方向にやや収縮し、左右の切れ込みにより、接線方向で収縮し、軸方向では上下切れ込みによる収縮の回復が見られた(Fig. 4-17)。Fig. 18, 19にはひずみ-時間(秒)曲線から得られた上下と左右の切れ込みを入れたときに生じた軸方向と接線方向のひずみ(Fig. 4-17: 両矢印)の平均値を示した。ひずみは上下の切れ込みでは0との差を、左右の切れ込みでは上下の切れ込みを入れた後のひずみとの差の値を用いた。ウダイカンバでは、上下の切れ込みにより、軸方向に 850 ± 227 (平均 \pm SD, 以後同様) $\mu\epsilon$ 収縮し、接線方向にはほとんど変化は見られなかった(Fig. 4-18)。その後左右の切れ込みにより、軸方向に $930 \pm 194 \mu\epsilon$ の収縮の回復が見られ、接線方向に $3250 \pm 350 \mu\epsilon$ 収縮した(Fig. 4-18)。シラカンバでも同様に、上下の切れ込みにより、軸方向に $538 \pm 56 \mu\epsilon$ 収縮し、接線方向にはほとんど変化は見られず、左右の切れ込みにより、軸方向に $528 \pm 91 \mu\epsilon$ の収縮の回復が見られ、接線方向に $2080 \pm 539 \mu\epsilon$ 収縮した(Fig. 4-19)。

4.3.6 外樹皮の応力緩和

ウダイカンバ外樹皮内層の応力緩和試験では、計5個の試験体を作製し、予備的に調べた。4.3.1の結果から求めた比例限度のひずみの100%、80%、60%となるように変位を与えたが、応力緩和のひずみ依存性は見られなかった。80%、60%の変位では時間がたつとともに曲線が横ばいになって応力が一定に近い状態になっていたが、100%の変位で比例限度のひずみまで引っ張った試験体では9時間程度で最終的に応力が0になった(Fig. 4-20)。また、初期応力が半減するまでには9.6~40.9(19.5 ± 11.1 :平均 \pm SD)分を要した(Fig. 4-20)。試験前後の試験体の含水率は、試験前 \Rightarrow 試験後(含水率を計測した時間、ひずみの割合・Fig. 4-20の曲線の色)で、28.7% \Rightarrow 9.2%(16時間後, 80%・灰), 29.7% \Rightarrow 12.1%(12時間後, 60%・黄緑), 33.8% \Rightarrow 10.1%(6時間後, 60%・黄), 30.3% \Rightarrow 16.9%(2時間後, 80%・オレンジ)であった。比例限度100%のひずみで行った試料では、重量を測り損じた。

4.4 考察

4.4.1 カバノキ属外樹皮の力学的性質

ヤエガワカンバ以外の3樹種の外樹皮は、湿潤状態で引張加力した際に、外層から内層へと段階的に層ごとに破断し、各層が破断する際に応力が急に落ち込むため、応力-ひずみ曲線が鋸歯状を呈した。また、最終的に内層が破断に至るまで高い延性を示した。木部の強度特性として、沢田(1958)が、針葉樹11種、広葉樹6種の乾燥材および生材について引張試験を行った結果では、軸方向の引張による応力-ひずみ曲線は、針葉樹と広葉樹の健全なものでおおむね全域直線的となり、針葉樹あて材や大部分の広葉樹多湿材では、曲線的な傾向を持ち、全体として木部の延性は約1.2%であった。したがって、ヤエガワカンバ以外の3樹種は、木部とは大きく異なる性質を持つことが明らかである。

これら3種のカバノキ属の外樹皮と同様な接線方向の高い延性は、ヤマザクラ(*Prunus serrula*)の外樹皮(延性: 100 ± 30 %)でも報告されている(Xu et al. 1997)。一方で、ヤエガワカンバの延性は湿潤状態においても小さく、コルクガシのコルク組織の接線方向引張に対する延性(7.5 ± 2.7 %) (Rosa and Fortes 1991)と同程度であった。これらのカバノキ属の延性は、外樹皮の外観に大きく影響していると考えられる。延性が比較的大きかったウダイカンバ、ダケカンバ、シラカンバは、肥大成長による接線方向の引張に対して伸びることで、すぐにちぎれずに幹表面に留まることで平滑な外観を維持し、延性の比較的小さいヤエガワカンバは、肥大成長による接線方向の引張によりすぐにちぎれるため、表面がガサガサに粗くなる。

外樹皮の接線方向の引張強さ(最大応力)と密度は、気乾状態のヤマザクラの幹の外樹皮では、 100 ± 20 MPa, 1.239 g/cm³ (Xu et al. 1997)、コルクガシのコルク組織(含水率5%)では 0.82 ± 0.18 MPa, 0.155 g/cm³ (Rosa and Fortes 1991)という報告例がある。木部の軸方向の引張強さと密度については、乾燥状態と湿潤状態併せて、スギやアカマツで $33 \sim 99$ MPa, $0.2 \sim 0.37$ g/cm³、トドマツ、エゾマツ、カラマツで $125 \sim 152$ MPa, $0.37 \sim 0.44$ g/cm³であった(沢田 1958)。本研究で用いたカバノキ属4種は、湿潤状態で 10 MPa 弱、乾燥状態で $12 \sim 18$ MPa 程度で、気乾密度は $0.52 \sim 0.76$ g/cm³であった。引張強さはヤマザクラの外樹皮や木部全般よりも小さく、コルクガシのコルク組織よりは

大きい値であった。密度については、上記の他に Martin and Crist (1968)が内樹皮を含む樹皮について、マツ属 7 種で $0.247\sim 0.714\text{ g/cm}^3$ 、広葉樹 12 種で $0.243\sim 1.291\text{ g/cm}^3$ と報告しており、平均して広葉樹が大きく、ユリノキでは $0.986\sim 1.291\text{ g/cm}^3$ とヤマザクラの外樹皮よりも大きな値を示している。カバノキの外樹皮は上記の樹種と比較すると、中程度の密度であった。

本研究の応力計算では、試験前(開始時)に計測した断面積を一律に用いて求めているため、引張試験時の実際の応力は異なる。湿潤試料の応力-ひずみ曲線では、外層あるいは外層から 2～3 層目の層が破断する際に応力が最大値をとり、その後減少していた。しかしながら、実際は試験中に断面積が変わるため、各時点において正確な断面積を用いて計算すると、応力-ひずみ曲線の形状は変化すると考えられる。外層の破断と細りにより、試験体の断面積は減少するため、実際の応力は見かけよりも大きい値となる。ウダイカンバでは、完全な破断時の断面積の減少率から、その時の外樹皮内層にはたらく応力は、 $29\sim 39\text{ MPa}$ となり、見かけの断面積から計算した最大応力の 3～4 倍程度となった。Xu et al. (1997)が行ったヤマザクラの外樹皮の接線方向の引張試験では、断面積の変化に関する記述はなかったため、見かけの断面積を用いていると考えられるが、その応力-ひずみ曲線は、破断時に最大応力を示していた。引張過程の断面積の変化を正確に測ることは困難であるが、ウダイカンバにおいては実際の断面積で応力を求めた場合、最大応力は見かけの断面積で計算した値の少なくとも 3～4 倍以上となることが示唆された。

本研究で用いたカバノキ属 4 樹種では、湿潤状態よりも乾燥状態の方が高い剛性を示した。木部の水分状態の違いによる性質の違いについて、引張強さではトドマツ、エゾマツは気乾試験体の方が $15\sim 27\text{ MPa}$ 大きく、スギでは湿潤試験体の方が 41 MPa 大きかった(沢田 1958)。延性では、スギ、トドマツ、エゾマツの気乾状態の試験体と、湿潤状態の試験体では、延性の差は $0.1\sim 0.5\%$ 程度でほとんどなかった(沢田 1958)。木部では気乾状態と湿潤状態で引張強さについては変化が見られたが、カバノキ属樹種のコルク組織ほど顕著な傾向は見られなかった。カバノキ属樹種の外樹皮の引張に対する力学的性質は水分条件(含水率)によって木部以上に大きな影響を受けると言える。また、乾燥状態で剛性が高くなることから、立木において外樹皮が乾燥したときに、肥大成長に対

応して伸びにくくなったり、大きな引張応力が発生して内部組織を締め付けたり、外層から内層まで一気に破断したりする可能性がある。しかし、カバノキ属樹木が分布する北半球の温帯や亜寒帯では、極度の乾燥に見舞われることはほとんどなく適度に降雨があるため、カバノキ属の外樹皮も適度な水分状態を保つことが可能であると推測される。したがって、乾燥試験体で見られたような外樹皮の引張挙動は、生きている立木ではあまり起こらないと考えられる。

4.4.2 外樹皮の構造と破壊への影響

ウダイカンバの非加力試料の内層と外層のコルク細胞の接線方向の長さは、外層の方が長く、内層の1.7~1.9倍であった。また、2.3.2で明らかにした通り、ウダイカンバの5年生枝において各節間のコルク細胞の接線方向の長さは、内層から外層に移るにつれて増加していた。さらに、ウダイカンバの非加力試料の内層、中層、外層の薄壁の細胞では細胞内容物の縦割れの幅が外層で最も広がっていた。これと同様にヤマザクラの枝の外樹皮においても、外樹皮内層よりも外樹皮外層の方が細胞の接線方向の長さが長く、また細胞の接線方向の長さの短い内層の外樹皮のほうが接線方向の延性が大きいということが報告されている(Xu et al. 1998)。これらのことから、外層ほど肥大成長により予め接線方向に伸ばされるために、本引張試験では外層から順番に破断し、内層がより大きく伸びたと考えられる。木材の繊維方向の破壊伸長度(延性)は約1.2%であり、針葉樹、広葉樹の別なくあらゆる樹種の材においてほぼ同じ値をとる(沢田 1983)。このため、木材では破壊に至るまでのひずみが決まっており、破壊がひずみによって規定される。カバノキ属のコルク組織においても、木材と同様に破壊に至るまでのひずみが決まっていたために、予め引っ張られていた外層から順次層ごとに破断し、比較的引っ張られていない内層が最もよく伸びたと考えられる。また、強度的に弱い薄壁の細胞層で滑りが起き隣接する層から組織が分離するため、層ごとに破断が起きるたびに応力が急減し、応力-ひずみ曲線が特徴的な鋸歯状を呈したと考えられる。

皮目起因で破断した試料の引張強さが皮目以外の場所で破断した試料よりも小さかった点や、シラカンバの軸方向の引張試験において全て皮目から破断した点から、皮目は強度的には弱点であることが明らかである。皮目は通気組織であるため、細胞間隙が多

いことは知られていたが、本研究ではさらに皮目には、形成後すぐに組織が崩壊している、または崩壊しやすい構造を持つ filling tissue を含むことが明らかになった(2.3.1 参照)。この結果は、皮目の強度を著しく低めていると考えられる。

ウダイカンバ、ヤエガワカンバの引張試験後の破断面では細胞の引き抜けは見られず、主として加力方向に対して直交方向の壁切断破壊によって破断が生じていることが明らかになった。ウダイカンバのコルク細胞壁、およびヤエガワカンバのコルク細胞壁の破断面には、木部細胞の破断面で普通に見られるようなセルロースマイクロフィブリルによるとげ状の微細な突起やひだ状パターン(佐伯 1973, 1988)は見られなかった。さらに、 S_2 層のフィブリル傾角が極めて小さいスキの晩材の仮道管であらわれるような、400~600 Åの粒状構造(佐伯 1973)も見られなかった。骨格成分であるフィブリルの含まれる割合が小さく、配列がほぼランダムな壁層では、き裂の進行や破断形とフィブリルの配向との関連性が少なく、破断面上でフィブリルの切断端あるいは平行配列などの構造は不明瞭かまったく認められない(佐伯 1988)。このような破断面を総称して非フィブリル型破断面と呼ぶ(佐伯 1988)が、ウダイカンバのコルク細胞壁の破断面はこれに当たると言える。これらの特徴から、カバノキのコルク細胞は一般的な木部細胞と異なる細胞壁の構造と性質を持つことが示された。

カバノキ属樹木の外樹皮には多量のスベリンが含有され、*B. pendula*では乾燥重量の43.4%(Holloway 1972), 58.6%(Holloway 1983), 51.0%(Holloway and Deas 1973), 49.3%, 46.0%(Gandini et al. 2006), 45%(Pinto et al. 2009)という報告例がある。スベリン含有量はコルクガシでも調べられ、37.8%(Pinto et al. 2009), 43.3%(Holloway 1983), 62%あるいは54~56%(Gandini et al. 2006)という報告例がある。スベリンは脂肪族化合物と芳香族化合物の架橋重合体で、コルク細胞の細胞壁に堆積することで、樹体からの水分消失を防ぎ(Graça and Santos 2007, Albersheim 2010)、また高い弾力性を付与していると考えられている(Graça and Santos 2007)。本研究でカバノキ属樹種の外樹皮に見られた力学的性質やコルク細胞壁の破断面の特徴は、スベリンをはじめとする細胞壁の分子構造の違いに由来すると考えられる。

Rosa and Fortes(1991)は、コルクガシのコルク組織の引張試験において、試料の放射断面、接線断面、横断面に切れ込みを入れ、切れ込み方向と垂直になるように軸方向、

放射方向、接線方向に引張加力を行い、切れ込みからの破壊形態を観察したところ、放射方向に引張加力した場合は放射壁の壁切断破壊が起き、軸方向あるいは接線方向に引張加力した場合は細胞界破壊が起きたことを報告している。コルクガシでは、接線面での輪郭が多角形のコルク細胞が整然と放射列をなすが、接線方向および軸方向にはランダムに配列する。細胞の形や接線方向に不整に配列する点でカバノキ属の外樹皮と異なるが、破壊形態においても、放射方向以外の引張加力では細胞界破壊が起きる点で大きく異なっていた。

ウダイカンバの引張加力後の試料では、薄壁の細胞において細胞内容物の縦割れが多く観察されたが、一部の薄壁・厚壁の細胞と破断部の細胞を除いて、細胞壁まで破壊されている細胞はほとんど見られなかった。その代わりに、圧縮破壊した木部組織で見られるような、細胞壁のしわや屈曲(佐伯 1988)が、特に薄壁の細胞で顕著に見られた。本引張試験では、破断後は試験体が湾曲する様子が観察されたことから、とくに湾曲の内側に面したコルク細胞層では引張試験終了時により大きく収縮したと考えられる。細胞壁のしわや屈曲は、そのときに形成されたと推測できる。また、細胞の引き抜けが見られず主に壁切断破壊により破壊した点から、細胞間層が壊れにくい柔軟な性質を有していると言える。2倍から3倍の長さに伸びた後にもかかわらず、変形部に大きな破壊が見られなかったのは、細胞間層を含むコルク細胞のしなやかで柔軟な性質によるところが大きいと考えられる。

4.4.3 外樹皮にはたらく接線方向の成長応力とその緩和

外樹皮の接線方向の解放ひずみは、軸方向よりも著しく大きいことが確認された。しかし、その収縮率はウダイカンバ、シラカンバで0.2~0.3%程度であり、引張試験における延性(2~3倍)を考慮すると小さい値であった。また、本研究における応力緩和試験では、応力緩和のひずみ依存性は見られず、初期応力が半減するのに要した時間は平均すると20分程度であった。以下、材組織に関しても引張方式の応力緩和試験の報告例が少ないため、曲げ方式の応力緩和試験に関する報告を比較する。棕代(1968)によると、エゾマツの板目試片を用いて、中央集中荷重の曲げ方式で応力緩和試験を行ったところ、水分非平衡状態では応力緩和のひずみ依存性は見られず、乾燥過程(含水率：21.4%

～17.7%)において初期応力が半減するまでに 1.2～2.9 時間を要した。この結果と比較すると、ウダイカンバの外樹皮内層は応力緩和が比較的早いと言える。したがって、肥大成長により接線方向に引っ張られても、短時間で応力緩和が進むため、幹における解放ひずみは非常に小さい値を示したと考えられる。このため、外樹皮に生じる接線方向の成長応力は、内側の組織を締め付けて肥大成長に影響するほどのものではないと考えられる。

降雨や大気中湿度などによって水分環境は大きく変化するため、外部環境にさらされるコルク組織は水分状態の変化が激しいと考えられる。Hearmon & Paton(1964)は、欧州のブナの木部を用いて、湿度一定雰囲気下ならびに吸湿脱湿の繰り返し過程における曲げクリープ試験を行ったところ、相対湿度 93%での一定条件下では変化量が初期たわみの 2 倍程度で頭打ちであったのに対して、吸・脱湿の繰り返しにより初期たわみの 25 倍程度まで大きくたわんだ末に破壊したことを報告した。Armstrong & Christensen (1961)は先行して *Eucalyptus gigantean* および *Araucaria klinkii* で同様な試験を行い、同じような傾向があることを報告している。これらの結果より、コルク組織に接線方向の成長応力が生じているときに、吸湿、脱湿が繰り返されることで、組織がより伸びやすくなり、破断しづらくなることが示唆される。カバノキ属樹木の外樹皮が長きにわたり平滑な状態を維持できるのは、外部環境の変化、とくに降雨により一時的に含水率が上昇することとともに、乾湿の繰り返しが大きく寄与しているのかもしれない。

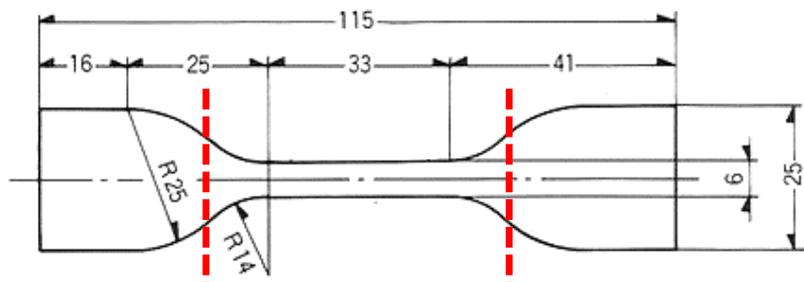


Fig. 4-1 試験体のサイズ：全長：115 mm、両端の幅：25 mm、平行部長さ：33 mm、平行部幅：6 mm。ウダイカンバ、ダケカンバ、シラカンバで使用。赤破線：つかみ部分。

株式会社ダンベルHPより一部編集

<http://www1.odn.ne.jp/aa163880/CUTTER01.htm>(2017.11.29最終閲覧)

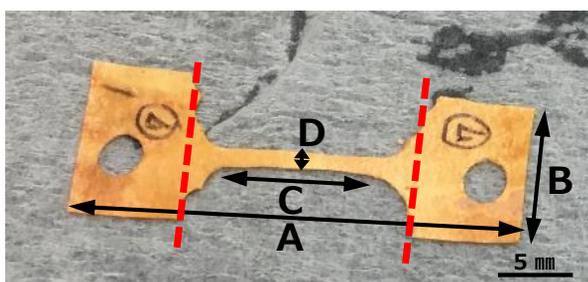


Fig. 4-2 試験体のサイズ：全長(A)：30 mm、両端の幅(B)：10 mm、平行部長さ(C)：10 mm、平行部幅(D)：1 mm。ヤエガワカンバの引張試験、ウダイカンバの応力緩和試験で使用。赤破線：つかみ部分。

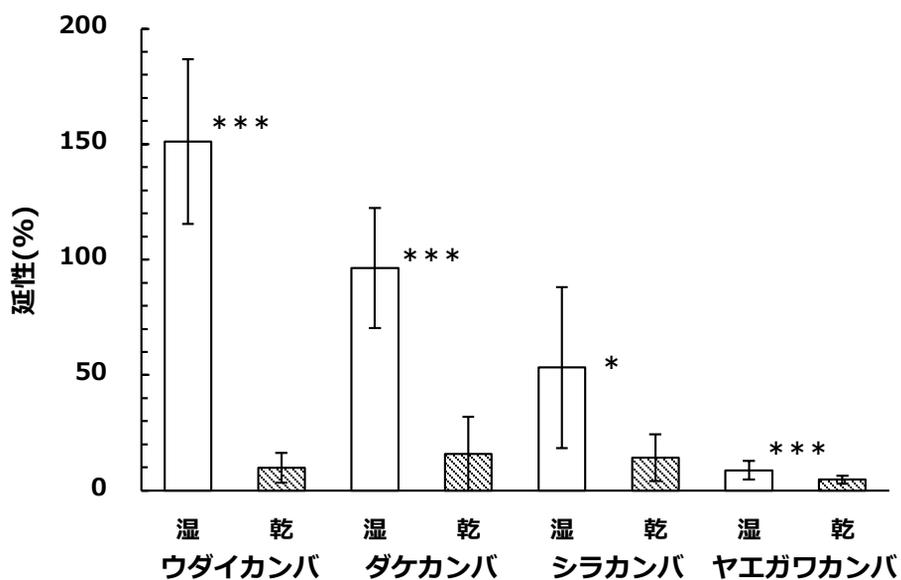


Fig. 4-3 外樹皮の湿潤試料と乾燥試料における延性(接線方向引張). エラーバーは標準偏差を示す. * : $p < 0.05$, *** : $p < 0.001$, t検定.

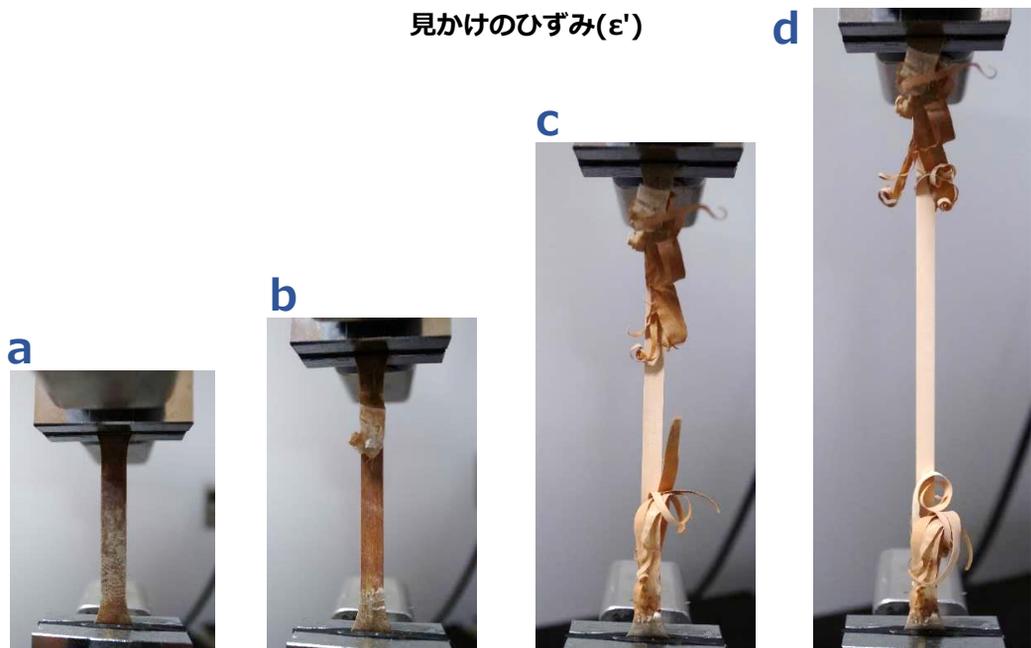
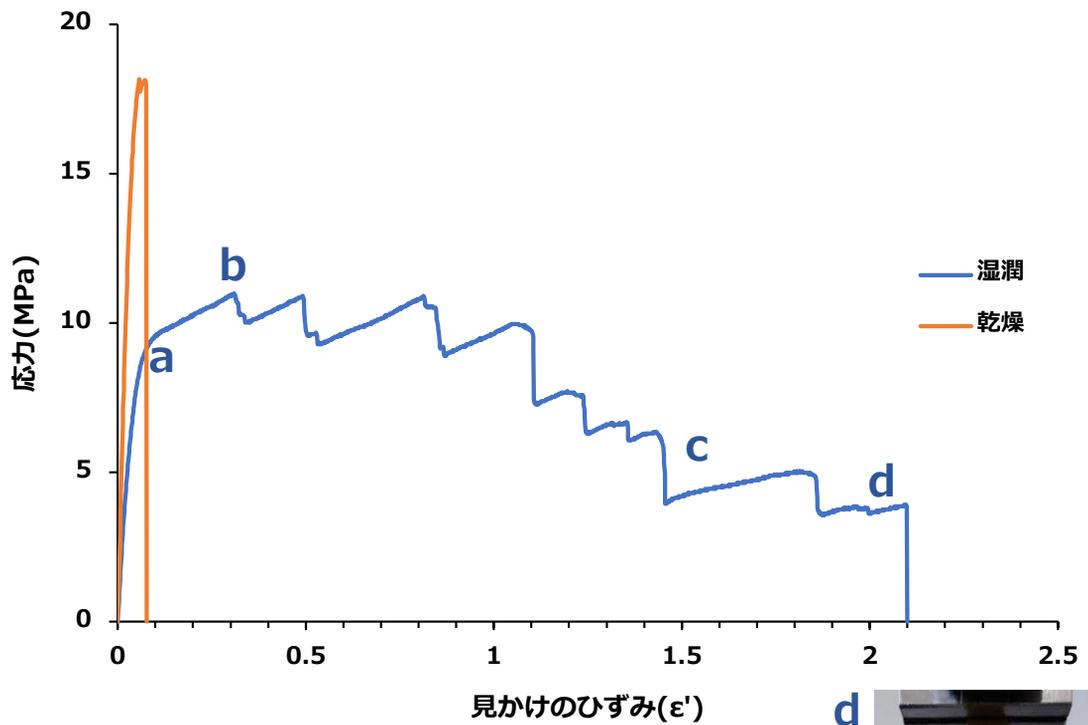


Fig. 4-4 ウダイカンバ外樹皮の湿潤試料と乾燥試料の応力-ひずみ曲線（接線方向引張）と湿潤試験体の各引張過程の様子. a：弾性域でまだ変形していない様子. b：最外層が破断した様子. c：内層部分がよく伸びる様子. d：内層が破断する直前の様子.

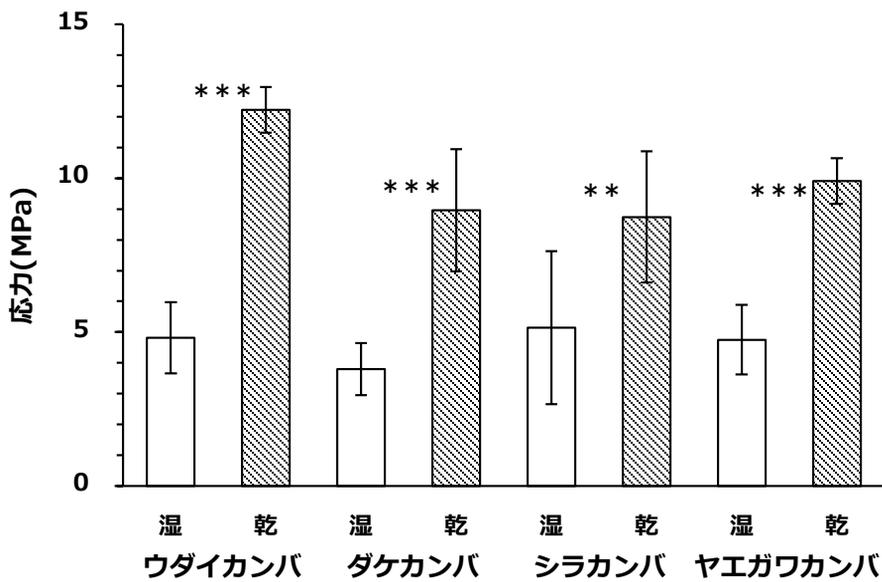


Fig. 4-5 湿潤試料と乾燥試料における引張比例限度応力(接線方向引張). エラーバーは標準偏差を示す. **: $p < 0.01$, ***: $p < 0.001$, t検定.

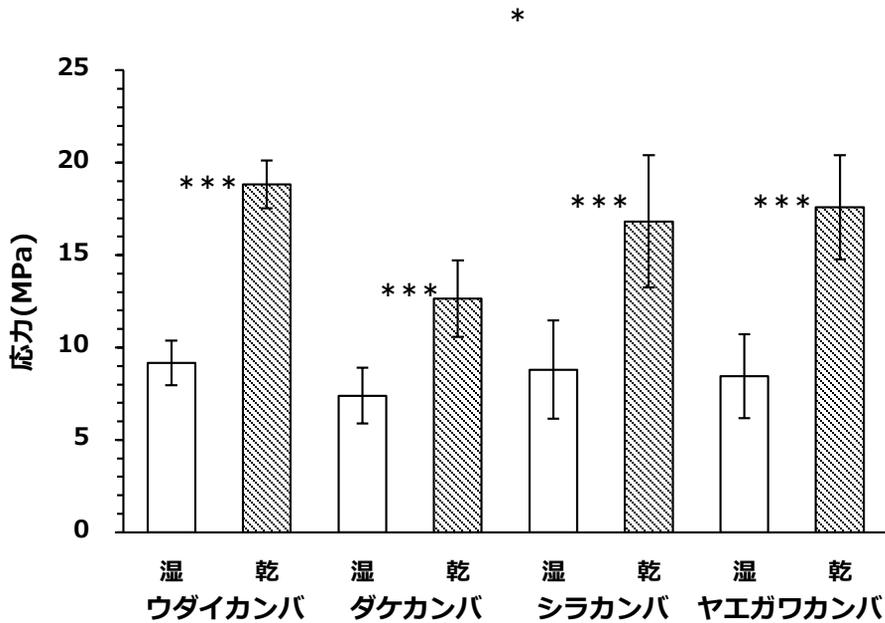


Fig. 4-6 湿潤試料と乾燥試料における引張最大応力(接線方向引張). エラーバーは標準偏差を示す. ***: $p < 0.001$, t検定.

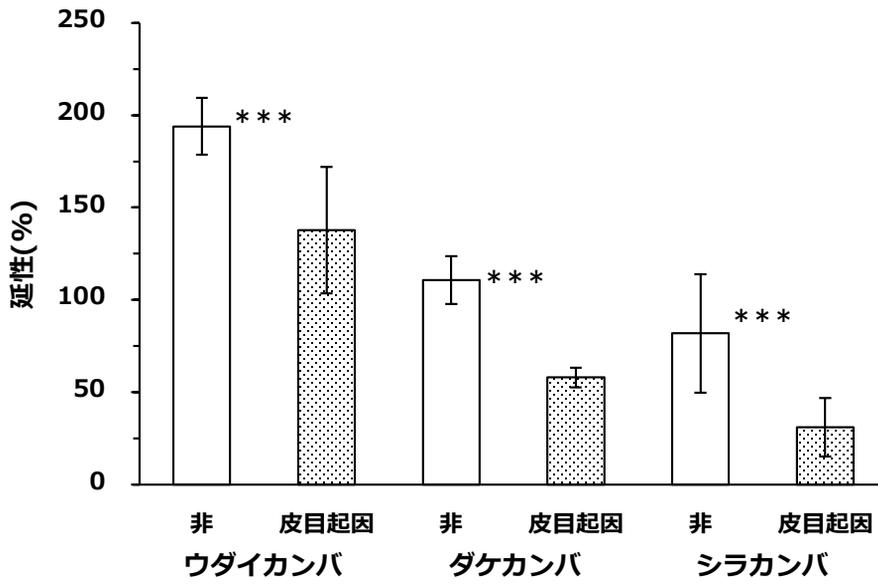


Fig. 4-7 皮目のない部位で破断した試料(非)と皮目から先行破断した試料(皮目起因)における延性(接線方向引張). エラーバーは標準偏差を示す. *** : $p < 0.001$, t検定.

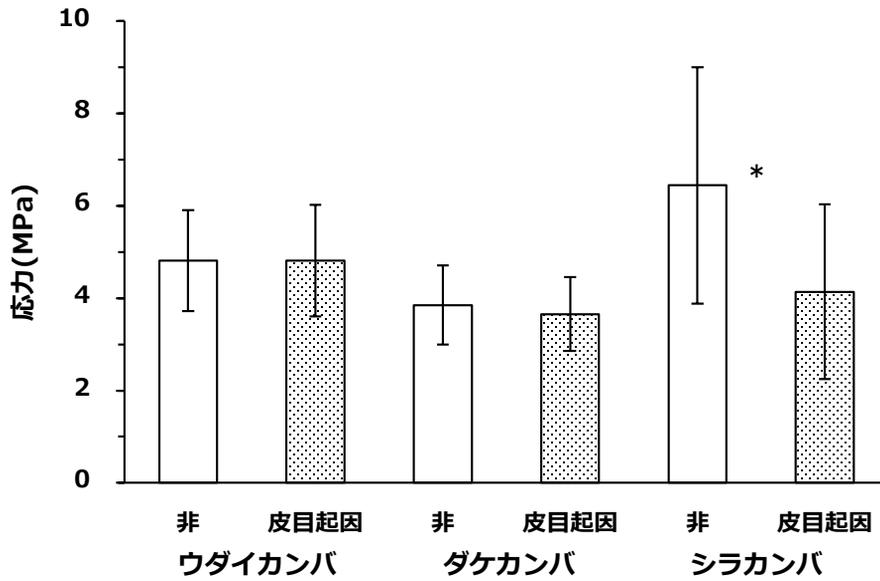


Fig. 4-8 皮目のない部位で破断した試料(非)と皮目から先行破断した試料(皮目起因)における引張比例限度応力(接線方向引張). エラーバーは標準偏差を示す. *: $p < 0.05$, t検定.

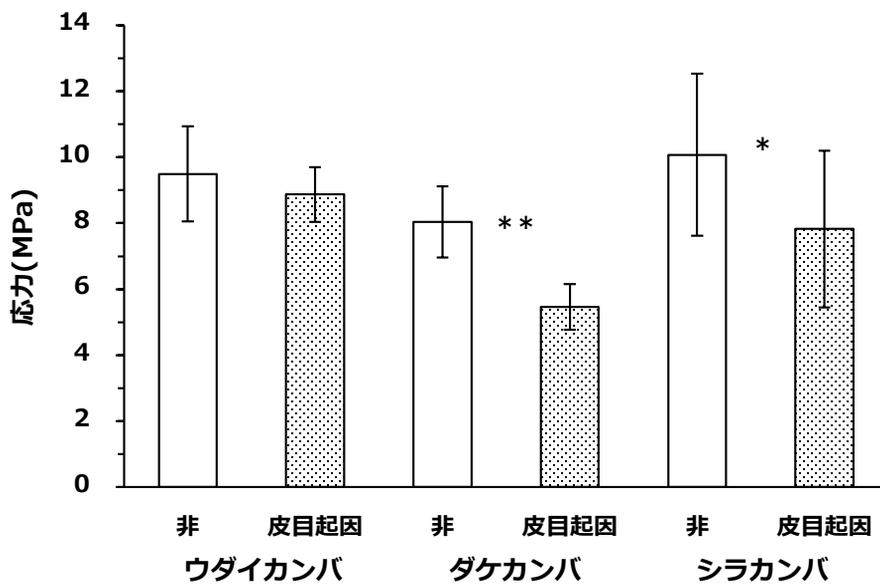


Fig. 4-9 皮目のない部位で破断した試料(非)と皮目から破断した試料(皮目起因)における引張最大応力(接線方向引張). エラーバーは標準偏差を示す. *: $p < 0.05$, **: $p < 0.01$, t検定.

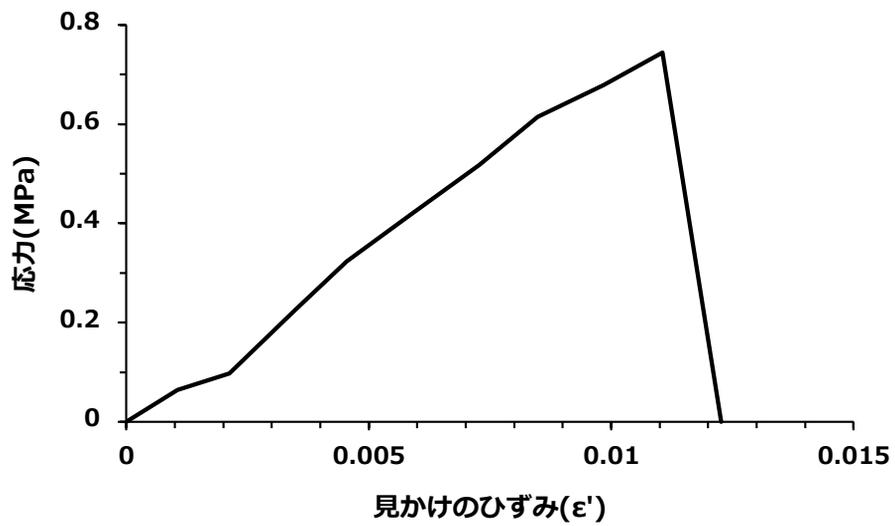


Fig. 4-10 樹軸方向引張によるシラカンバ外樹皮の湿潤試料の応力-ひずみ曲線(皮目から破断).

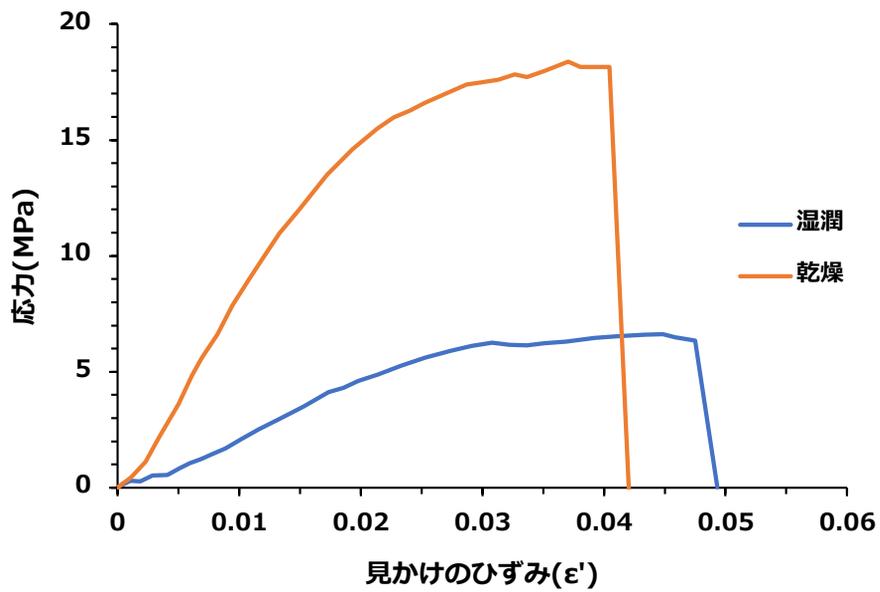


Fig. 4-11 ヤエガワカンバ外樹皮の湿潤試料と乾燥試料の応力-ひずみ曲線(接線方向引張).

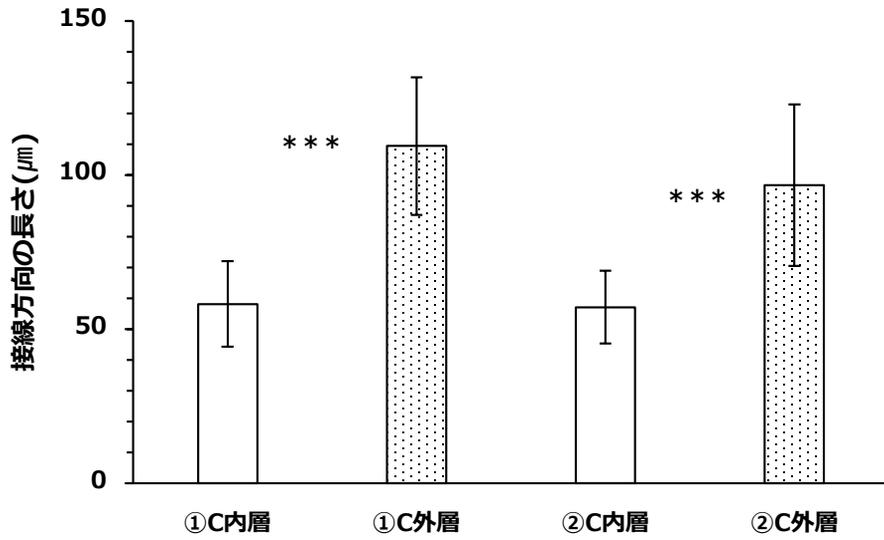


Fig. 4-12 ウダイカンバ外樹皮(試料①、②)の非加力試料の内層(C内層)と外層(C外層)のコルク細胞の接線方向の長さ. n=25. エラーバーは標準偏差を示す. *** : $p < 0.001$, t検定.

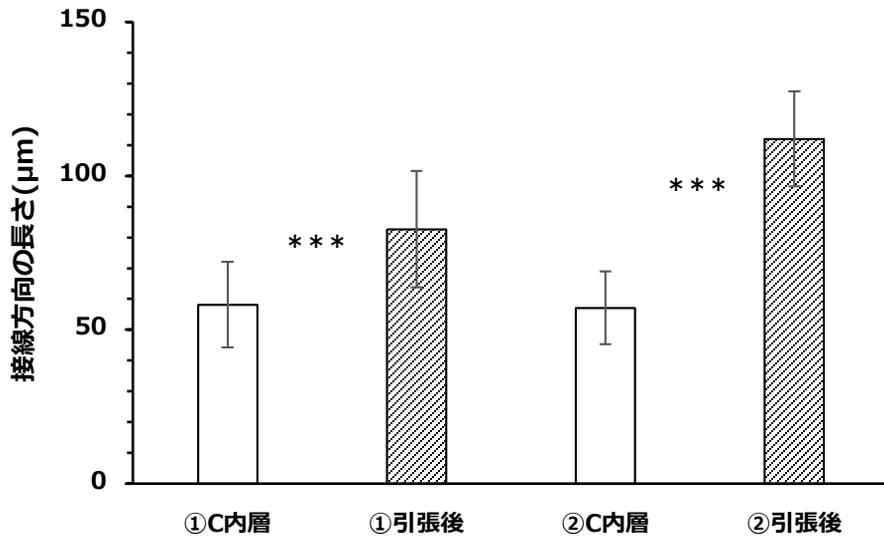


Fig. 4-13 ウダイカンバ外樹皮(試料①、②)の非加力試料の内層(C内層)と引張加力後のコルク組織内層(引張後)のコルク細胞の接線方向の長さ. n=25. エラーバーは標準偏差を示す. *** : $p < 0.001$, t検定.

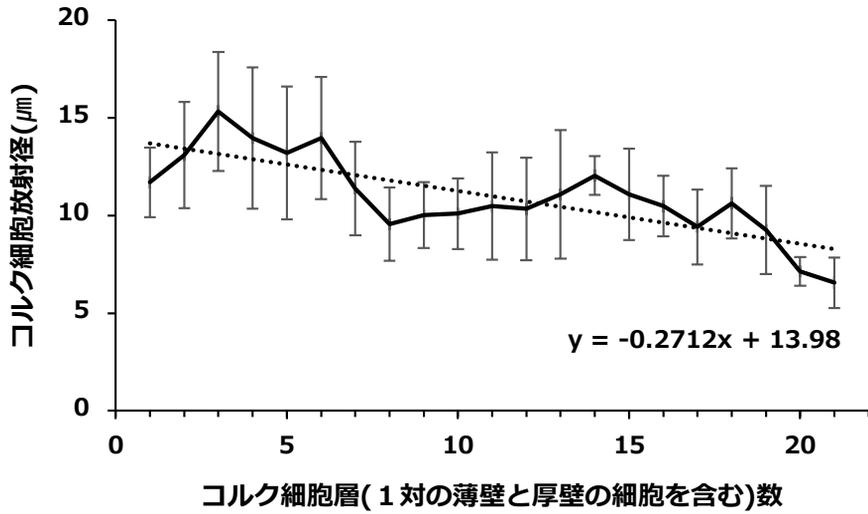


Fig. 4-14 ウダイカンバ外樹皮(試料②)の非加力試料の同一放射列における最内層から最外層の厚壁のコルク細胞の放射径. n=6~7. エラーバーは標準偏差を示す.

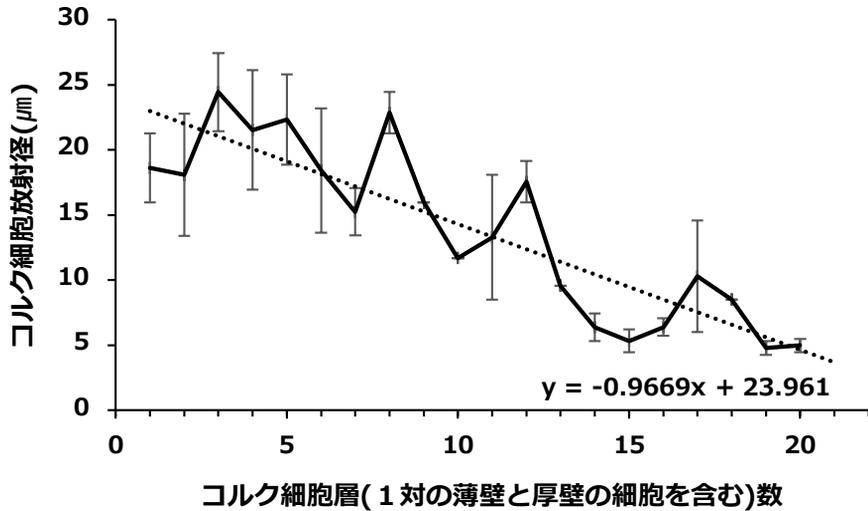


Fig. 4-15 ウダイカンバ外樹皮(試料②)の非加力試料の同一放射列における最内層から最外層の薄壁のコルク細胞の放射径. n=1~5. エラーバーは標準偏差を示す.

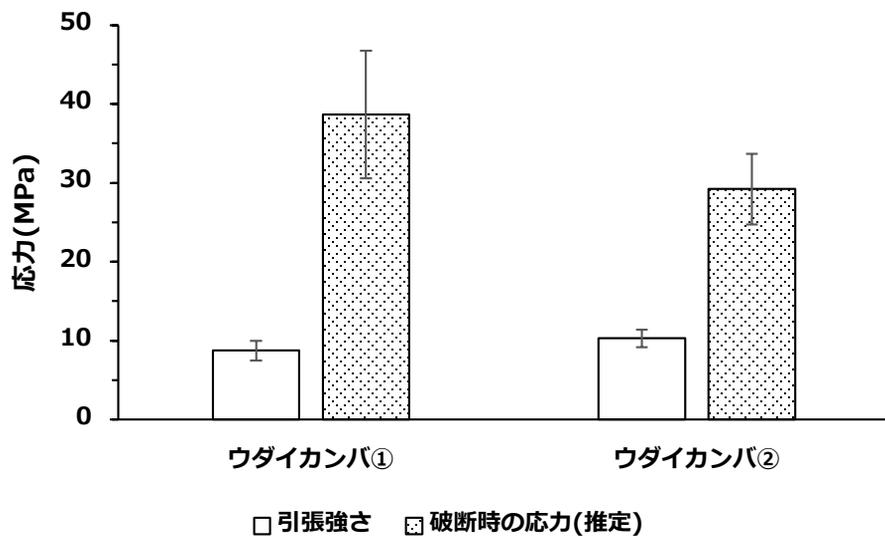


Fig. 4-16 ウダイカンバ外樹皮の見かけの断面積から計算した場合の最大応力(引張強さ)と破断時の断面積から推定した破断時の応力(接線方向引張). エラーバーは標準偏差を示す.

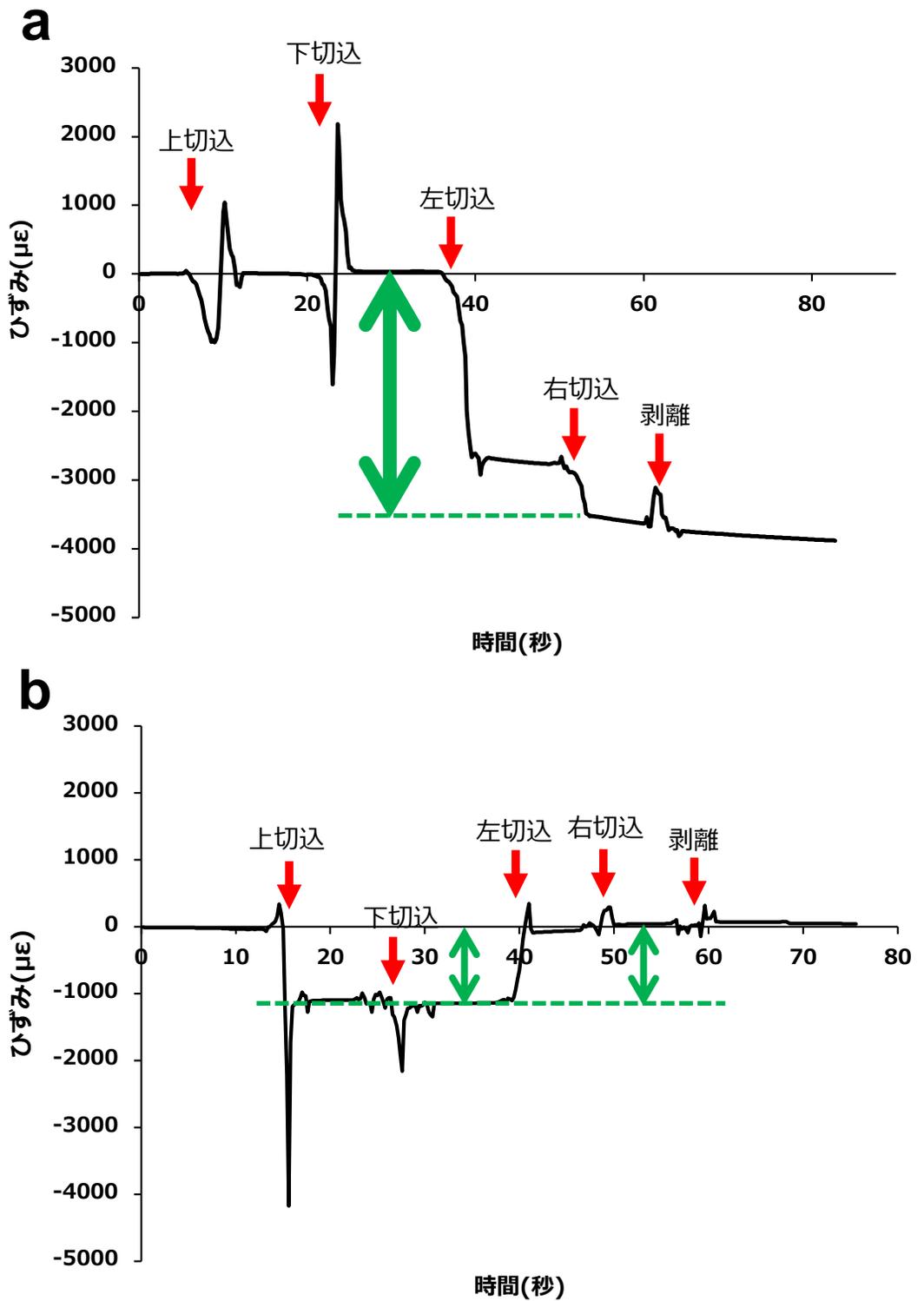


Fig. 4-17 ウダイカンバ(DBH=43 cm)外樹皮の解放ひずみ試験結果(a: 接線方向, b: 軸方向). 両矢印: Fig. 18, 19で示すひずみの量.

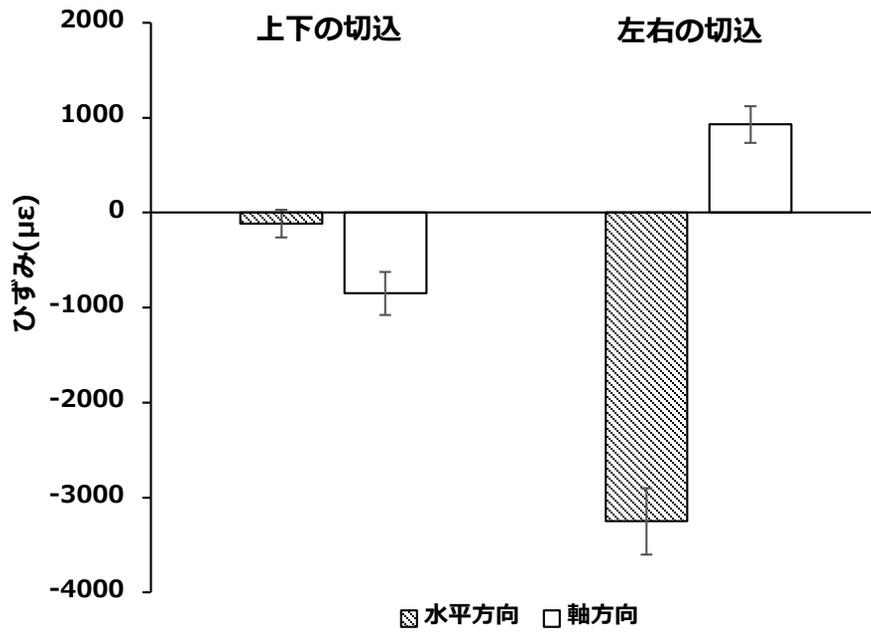


Fig. 4-18 ウダイカンバ (DBH=43 cm) 外樹皮の解放ひずみ試験結果. n=2(水平方向)、n=3(軸方向). エラーバーは標準偏差を示す.

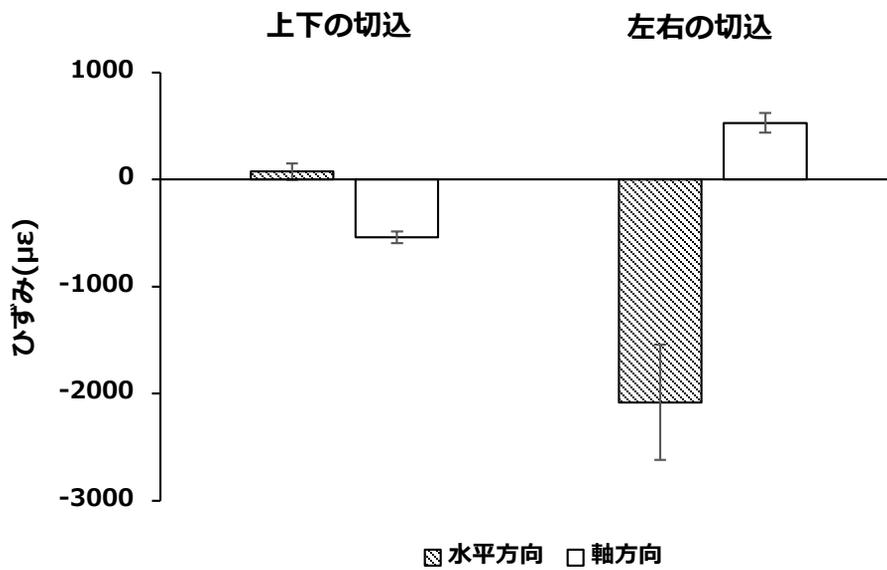


Fig. 4-19 シラカンバ幹 (DBH=18.5 cm) 外樹皮の解放ひずみ試験結果. n=6(水平方向)、n=3(軸方向). エラーバーは標準偏差を示す.

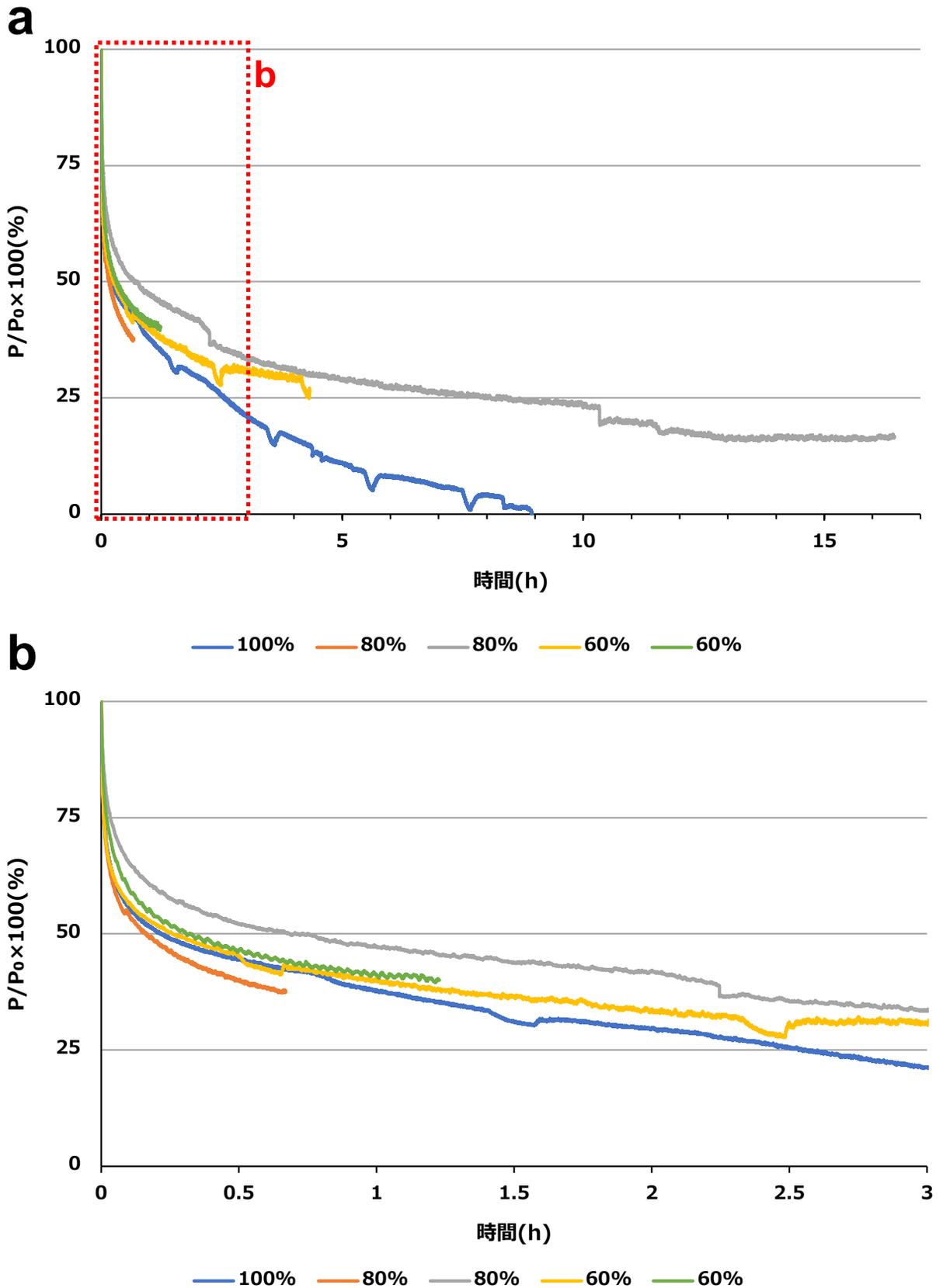


Fig. 4-20 ウダイカンバ(DBH=42 cm)外樹皮の応力緩和試験結果. 各数値(%)は比例限度におけるひずみに対する初期ひずみの割合を示す. a: 時間(h)の最大値は17時間. b: aの一部(赤点線囲い)の拡大で、時間(h)の最大値は3時間.

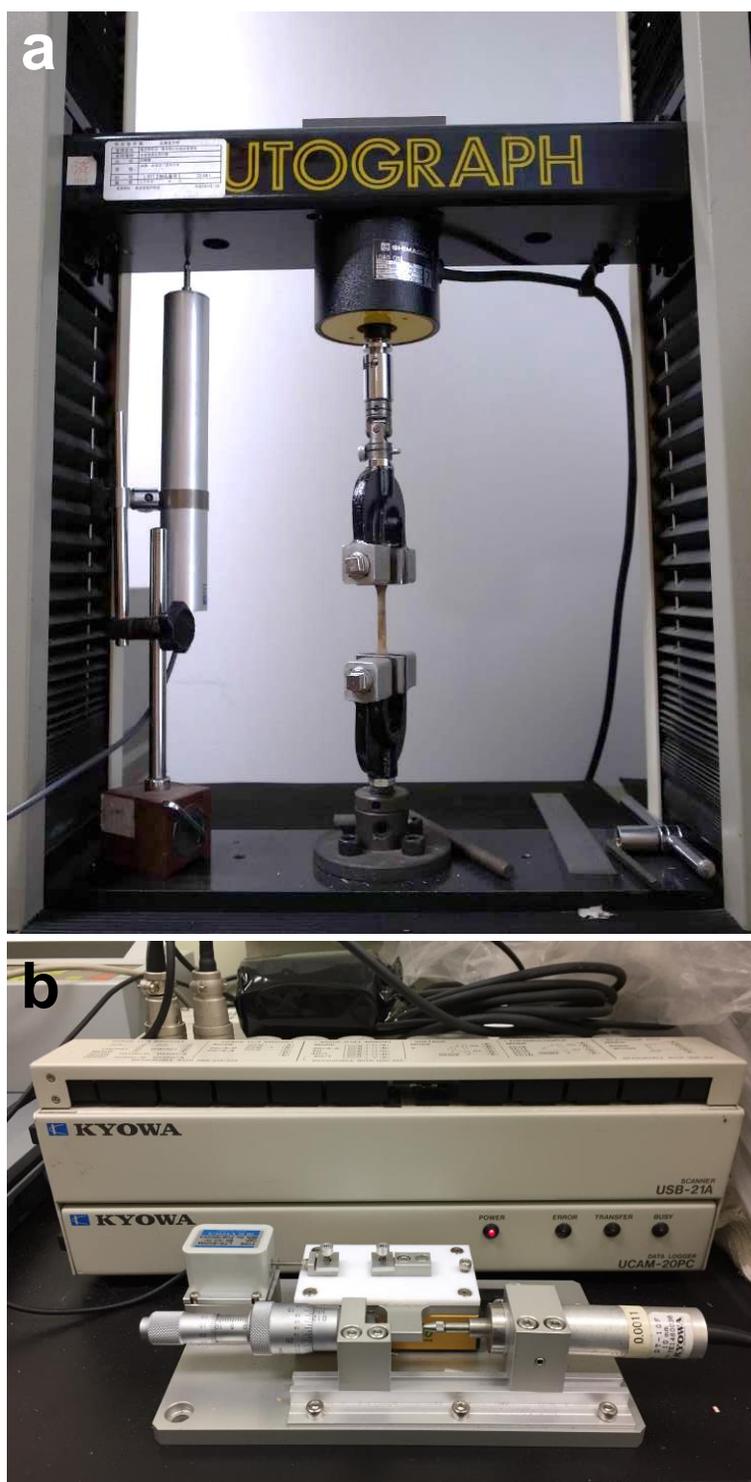


Photo 4-1 a: 縦引張試験機 AUTOGRAPH AGS-500D, b: 横引張試験機(手前)とデータロガー UCAM-20PC(奥).

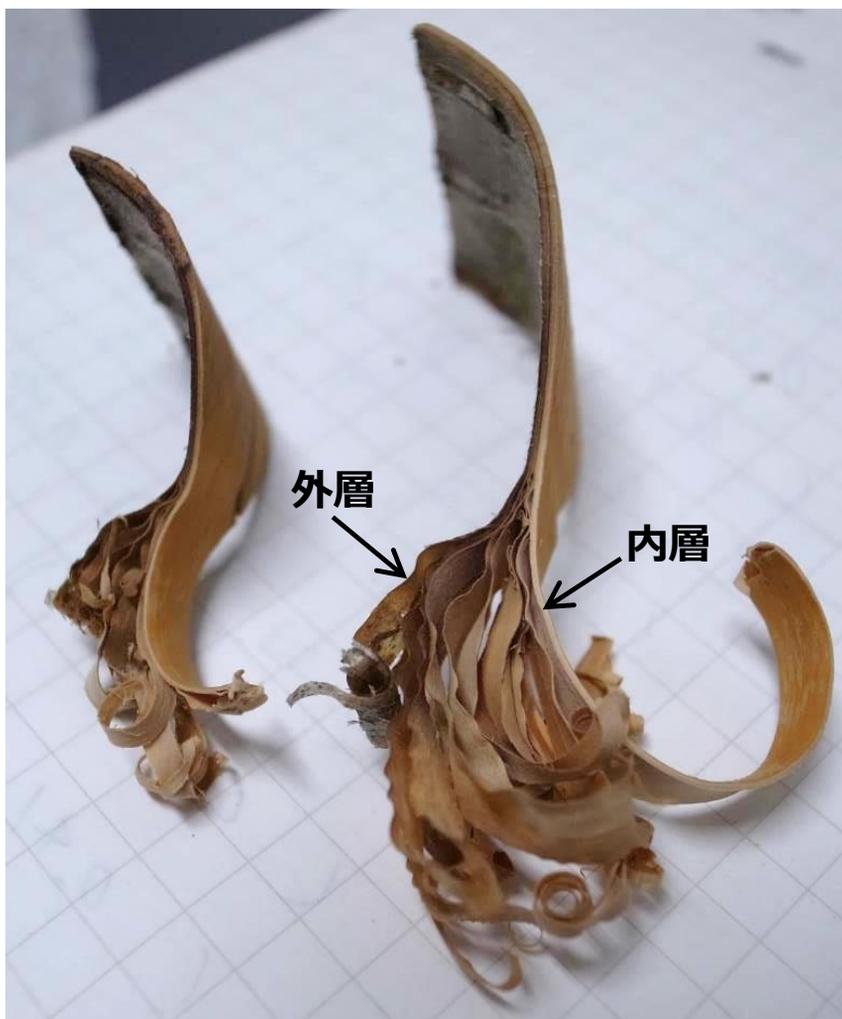


Photo 4-2 引張試験後のウダイカンバ湿潤試験体.

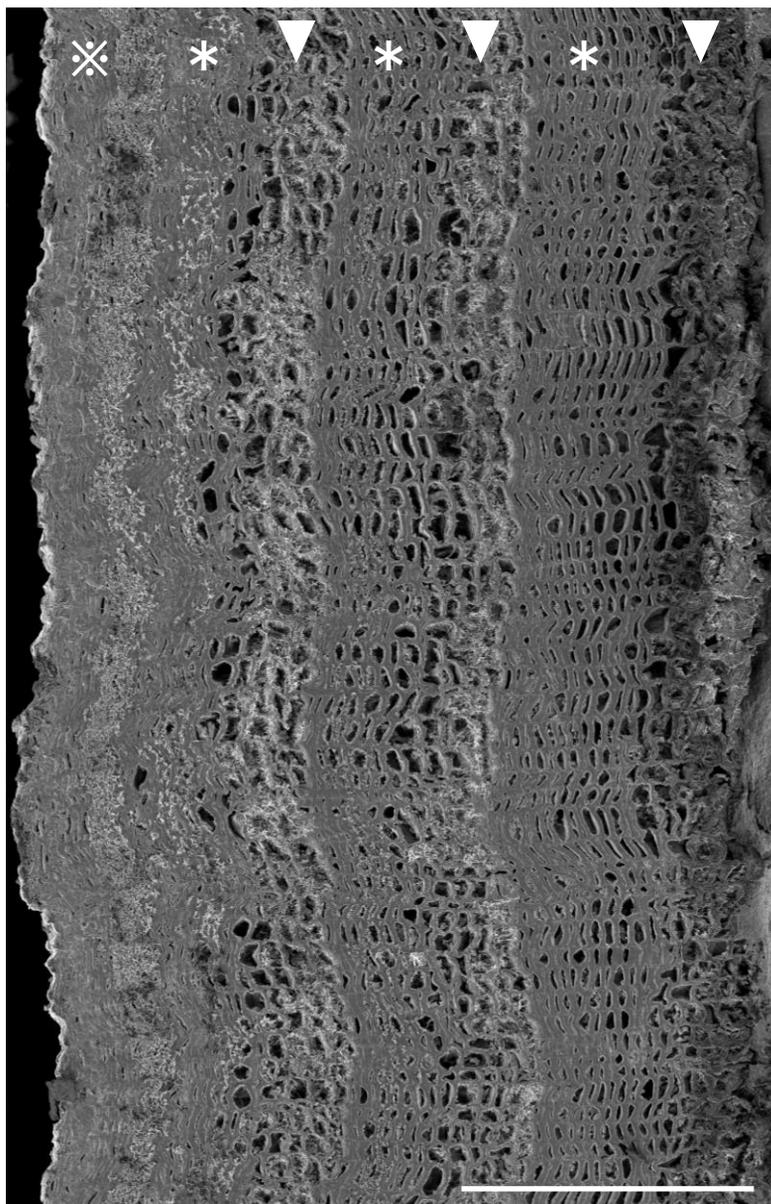


Photo 4-3 ウダイカンバ 湿潤試験体内層の放射縦断面. FE-SEM. 左側がコルク形成層側. 自然乾燥. 矢尻: 薄壁の細胞層. アステリスク: 厚壁の細胞層. ✕: 形成途中のコルク組織の層. スケールバーは100 μm .

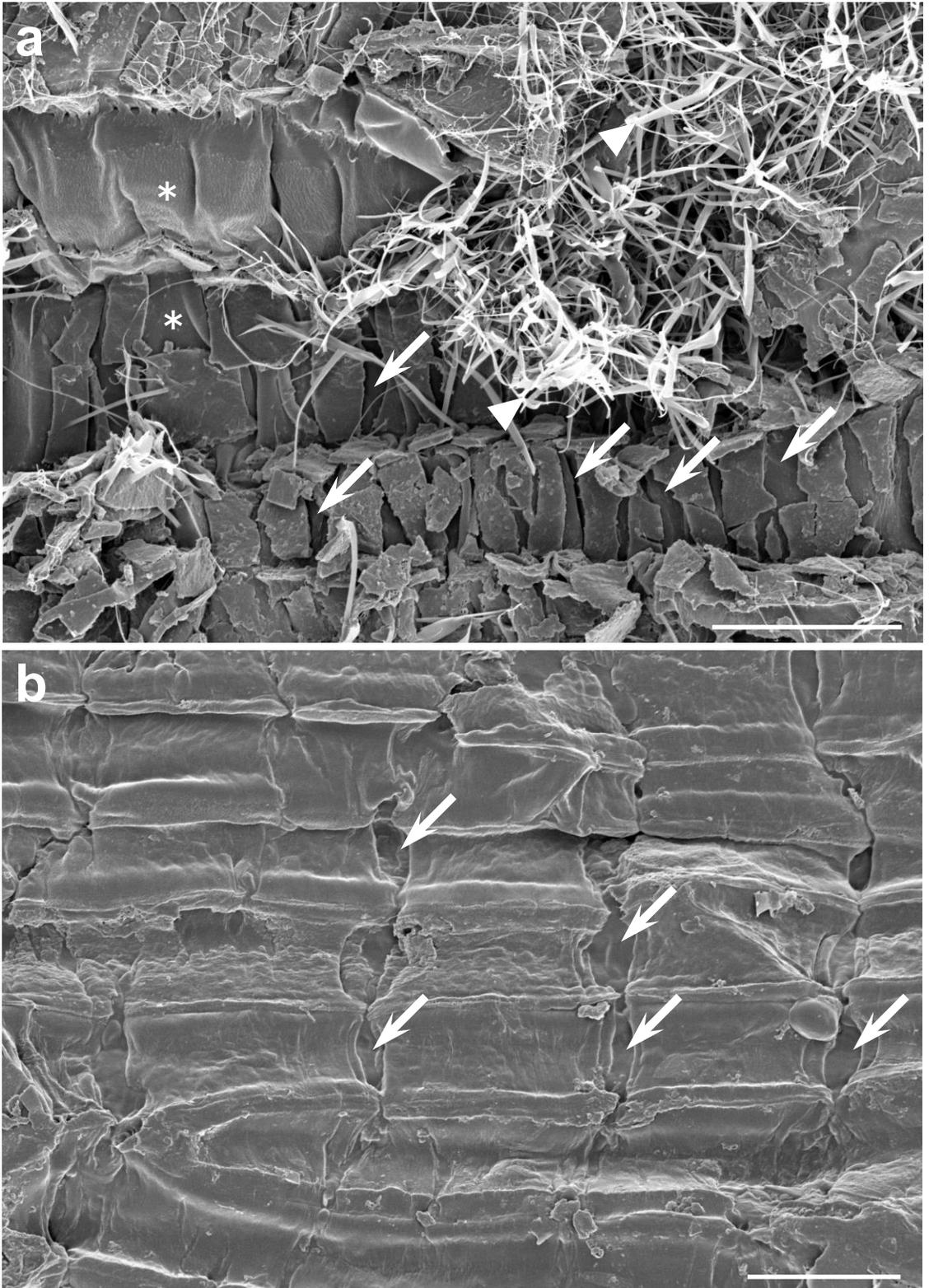


Photo 4-4 ウダイカンバ 湿潤試験体内層の接線断面(内層の外側表面). FE-SEM. 薄壁の細胞層(a)と厚壁の細胞層(b). 自然乾燥. 矢印: 細胞内容物あるいは細胞壁の縦割れ. アステリスク: たるみ状の凹凸が見られた薄壁の細胞壁. 矢尻: 筋状の抽出成分. スケールバーは10 μm .

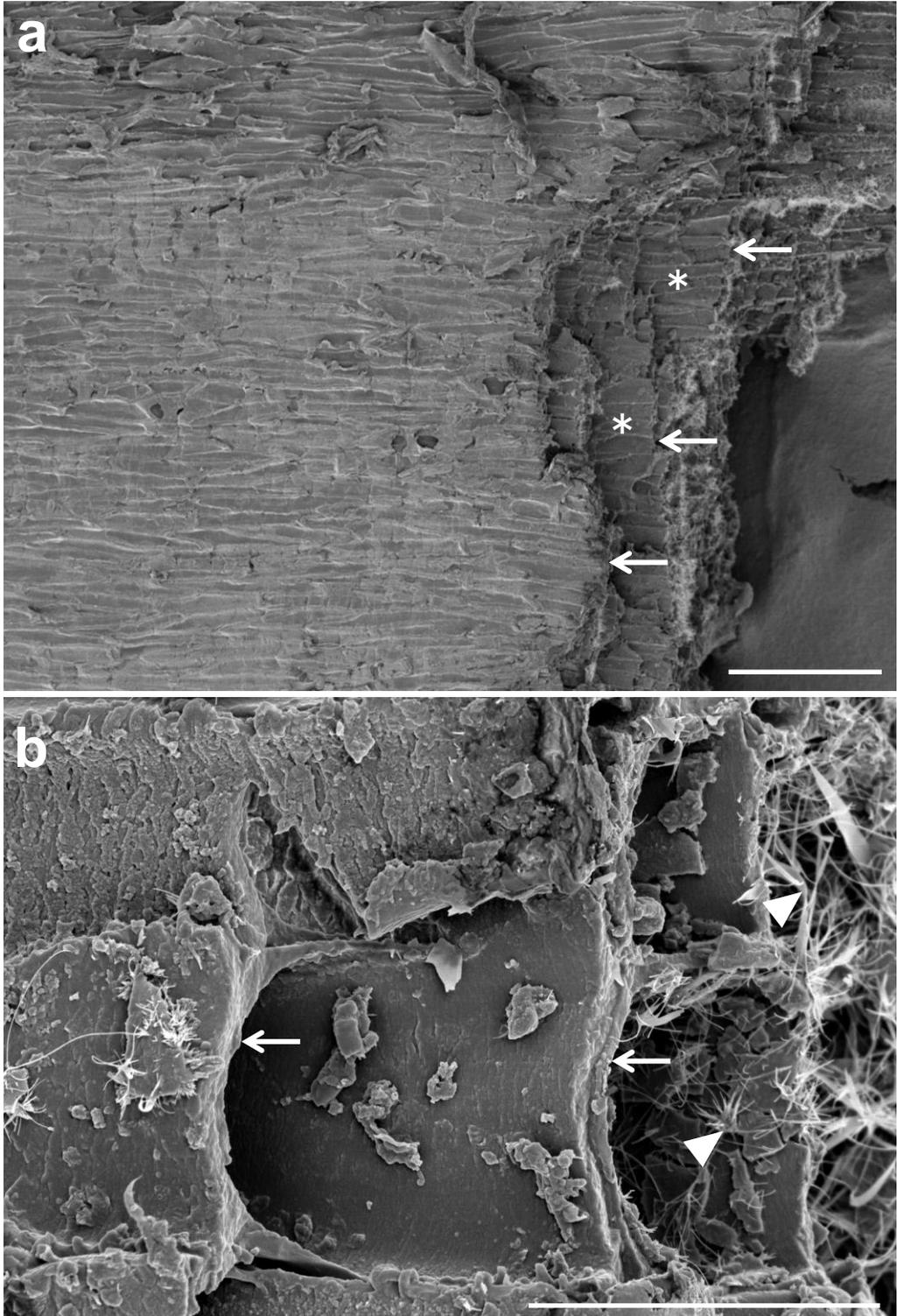


Photo 4-5 ウダイカンバ 湿潤試験体内層の破断面. FE-SEM. 自然乾燥. 矢印：破断面. アステリスク：破断面の移行部. 矢尻：抽出成分. スケールバーは100 μm (a), 10 μm (b).

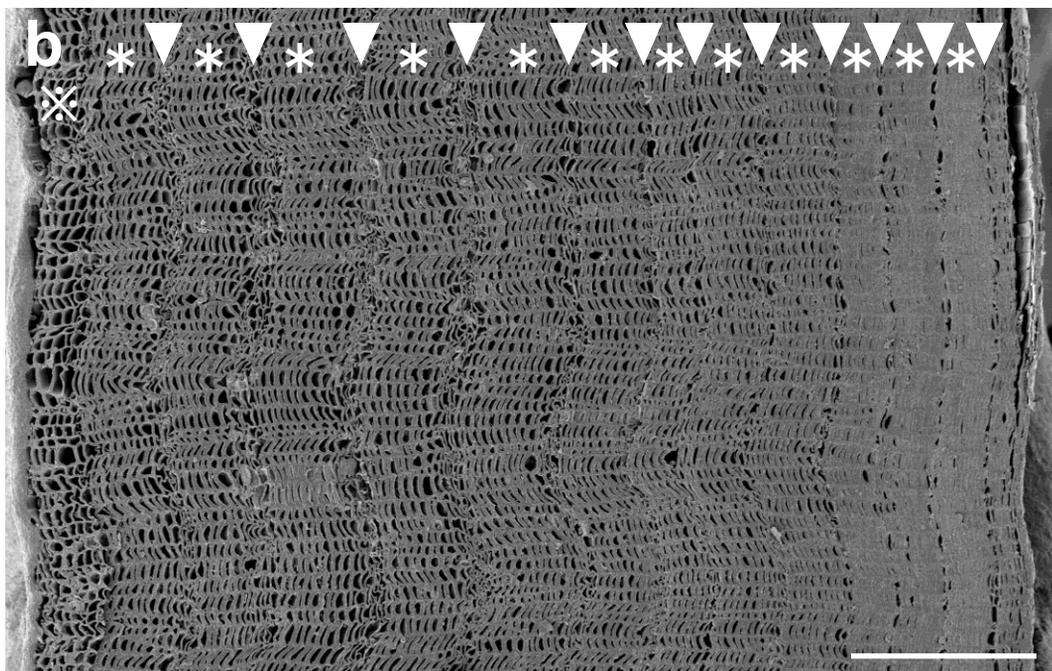
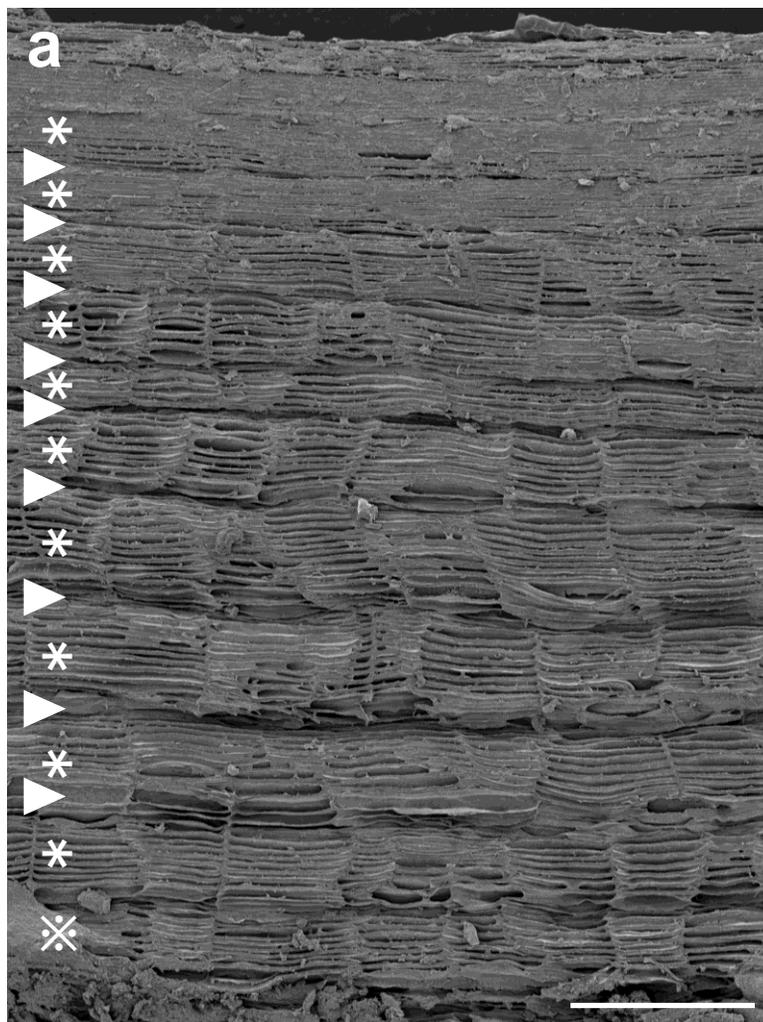


Photo 4-6 ウダイカンバ 成木幹の平滑部(非加力, エタノール脱水)の横断面(a)と放射縦断面(b). FE-SEM. 下側(a)と左側(b)がコルク形成層側. 矢尻: 薄壁の細胞層. アステリスク: 厚壁の細胞層. ※: 形成途中のコルク層. スケールバーは 100 μm .

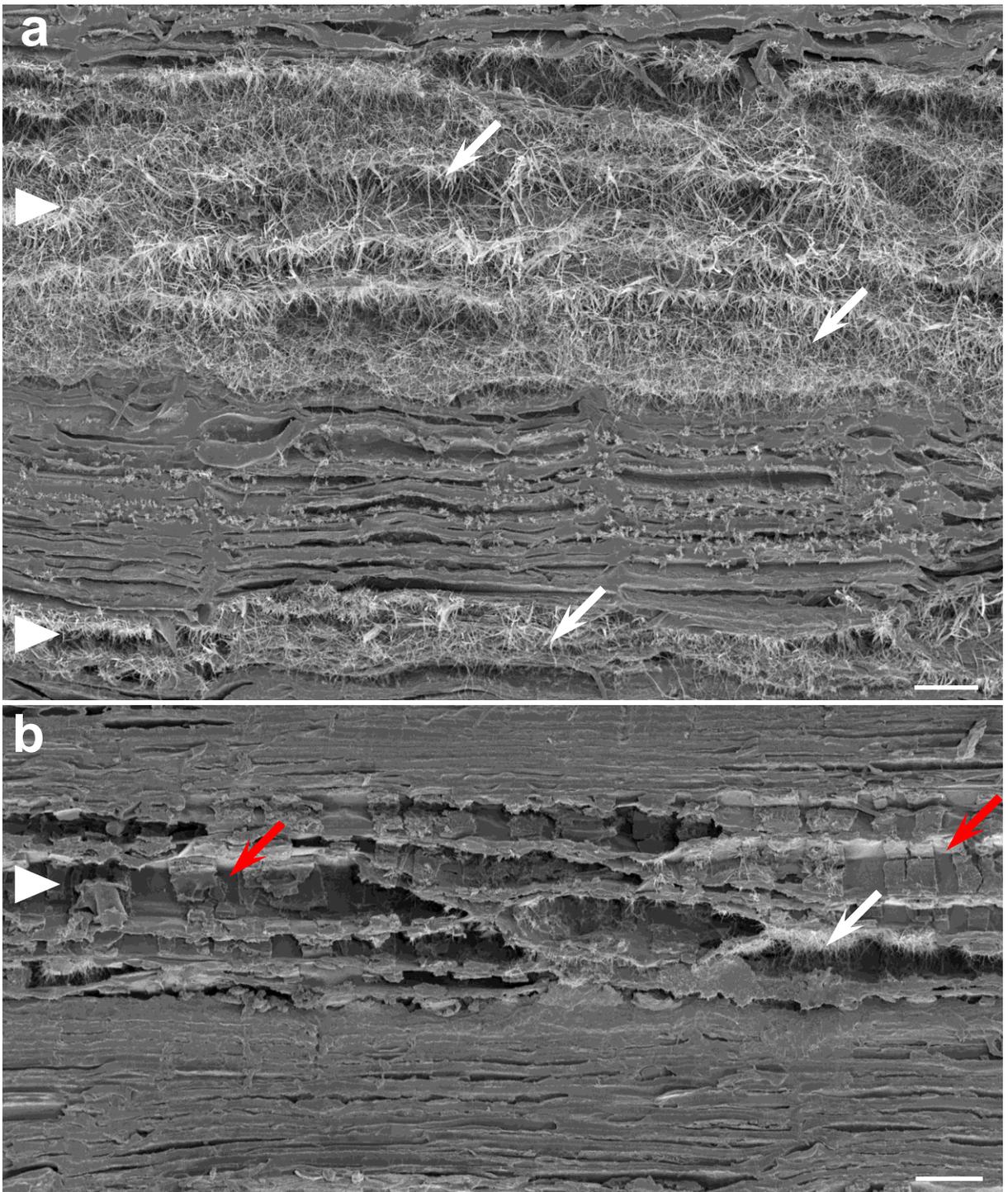


Photo 4-7 ウダイカンバ 成木幹の平滑部の内層(a)と外層(b)の横断面(非加力, 自然乾燥). FE-SEM. 矢尻: 薄壁の細胞層. 白矢印: 薄壁の細胞内のフィラメント状の抽出成分. 赤矢印: 薄壁の細胞内容物の縦割れ. スケールバーは10 μm .

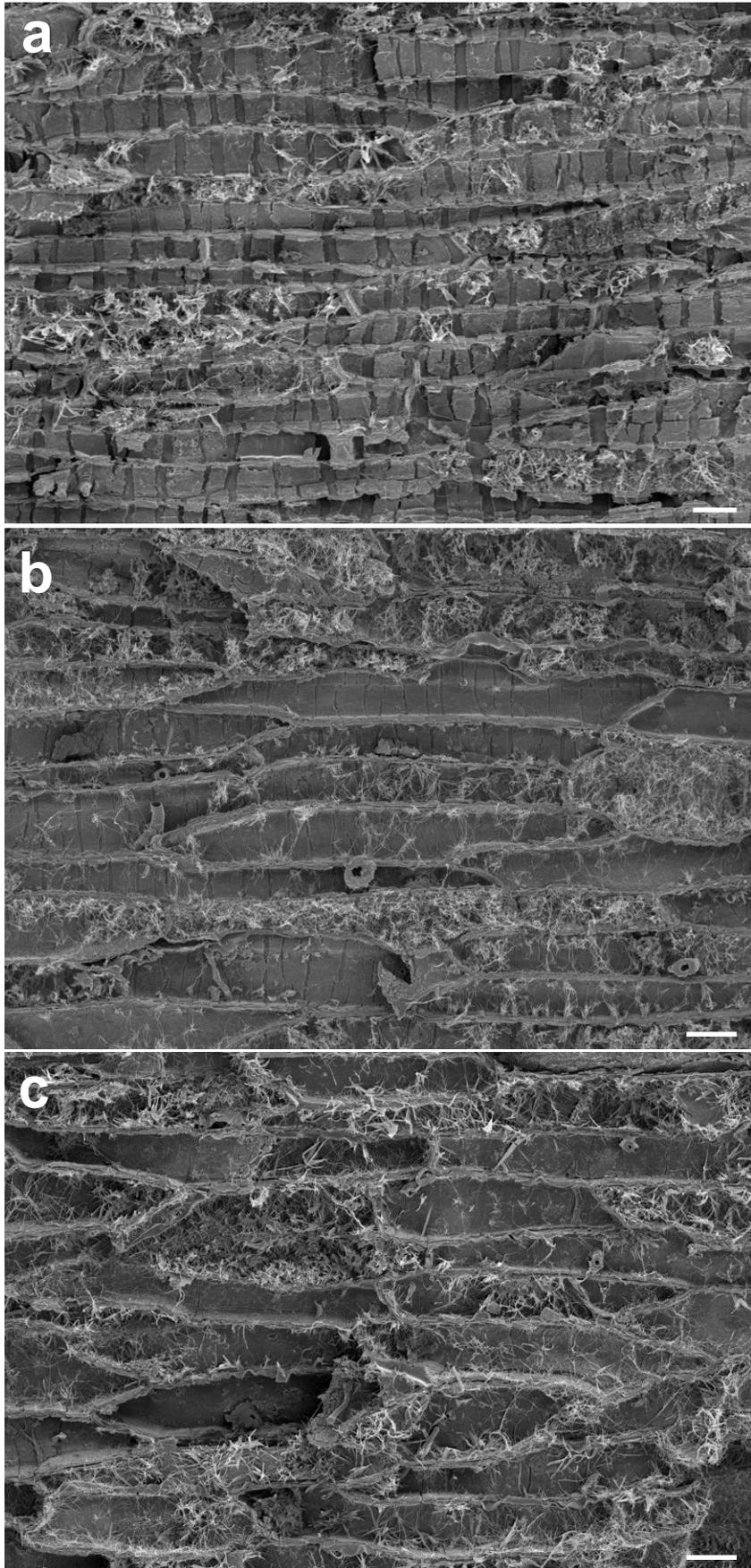


Photo 4-8 ウダイカンバ 成木幹の平滑部の接線断面(コントロール試料のコルク層を剥がした表面, 自然乾燥). FE-SEM. 外層(a), 中層(b), 内層(c). スケールバーは10 μm .

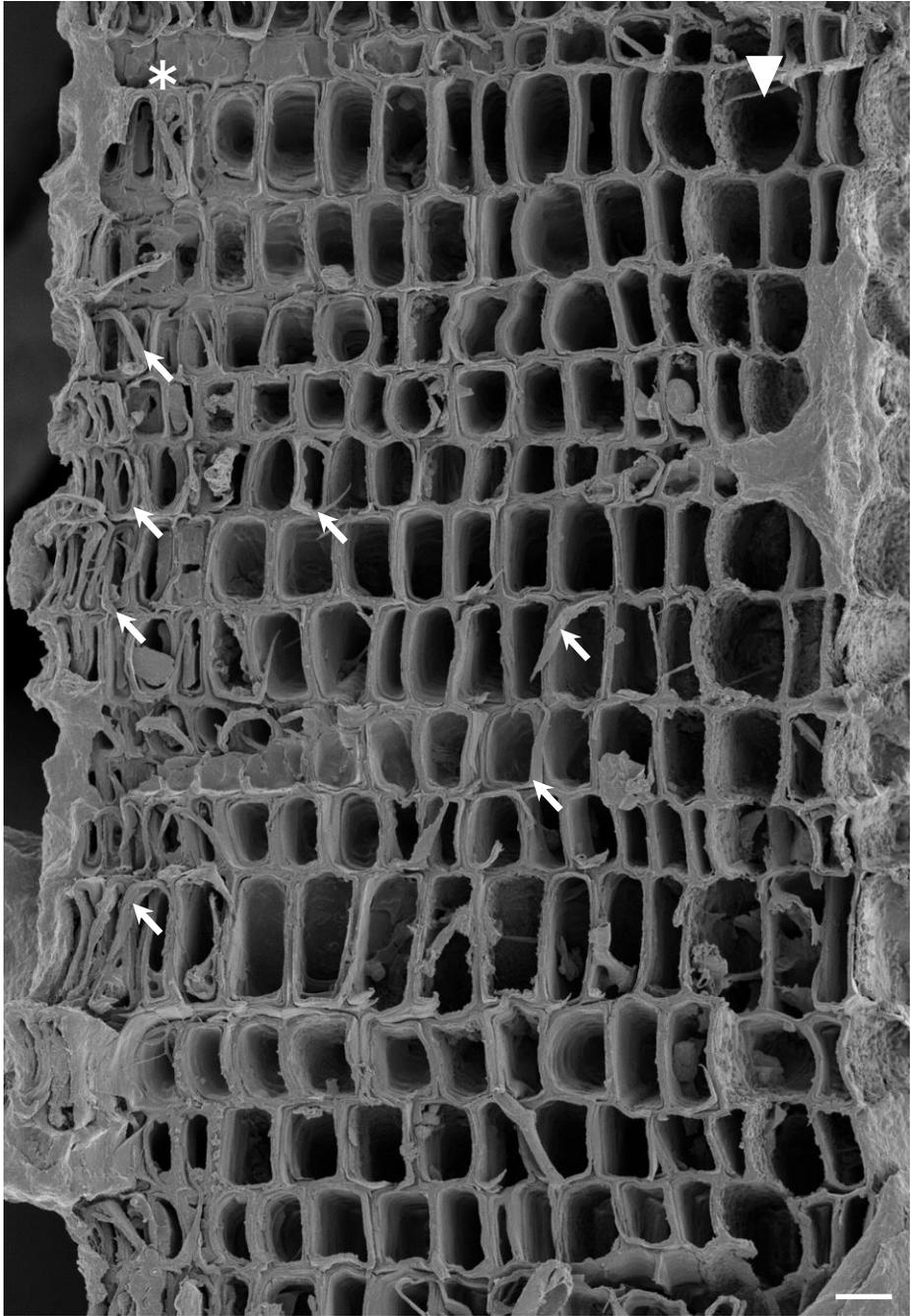


Photo 4-9 ヤエガワカンバ 成木幹の平滑部の内層から5層目の破断面(放射縦断面).
FE-SEM. 左側が内側. 矢尻: 薄壁の細胞層. アステリスク: 厚壁の細胞層. 矢印: 細胞壁
の内層の一部が引き抜かれている箇所. スケールバーは10 μ m.

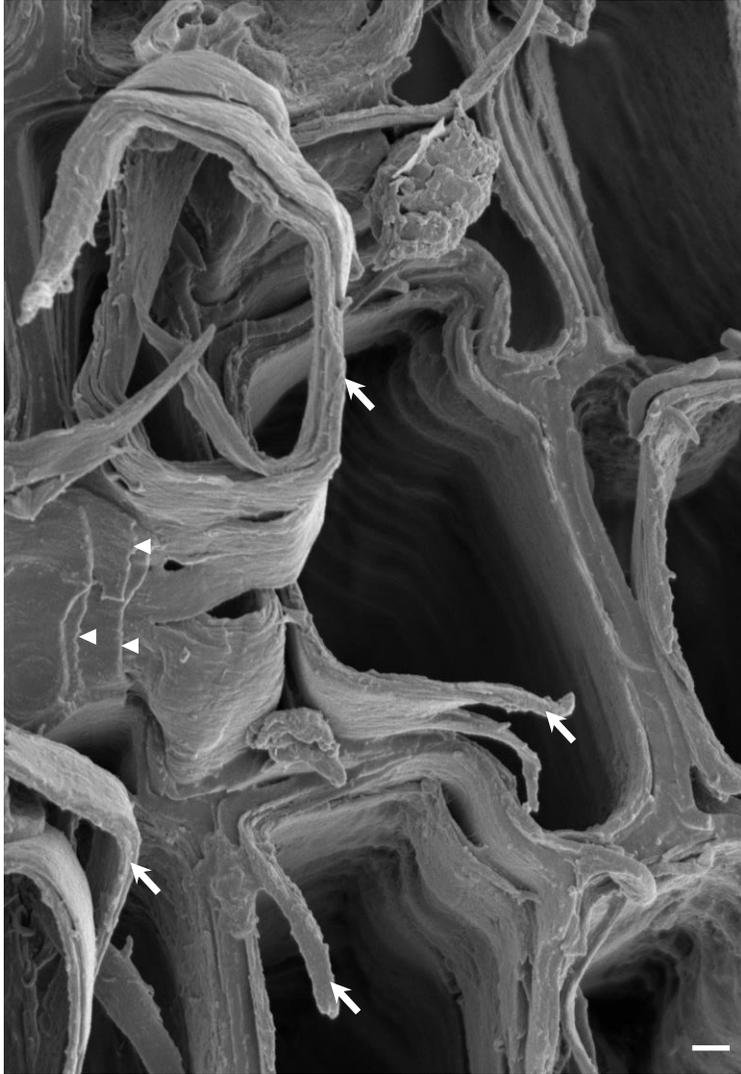


Photo 4-10 ヤエガワカンバ 成木幹の平滑部の内層から1層目の破断面(放射縦断面). FE-SEM. 矢印:細胞壁の内層の一部が引き抜かれている箇所. 矢尻:細胞壁内層を構成する層のずれ. スケールバーは1 μm .

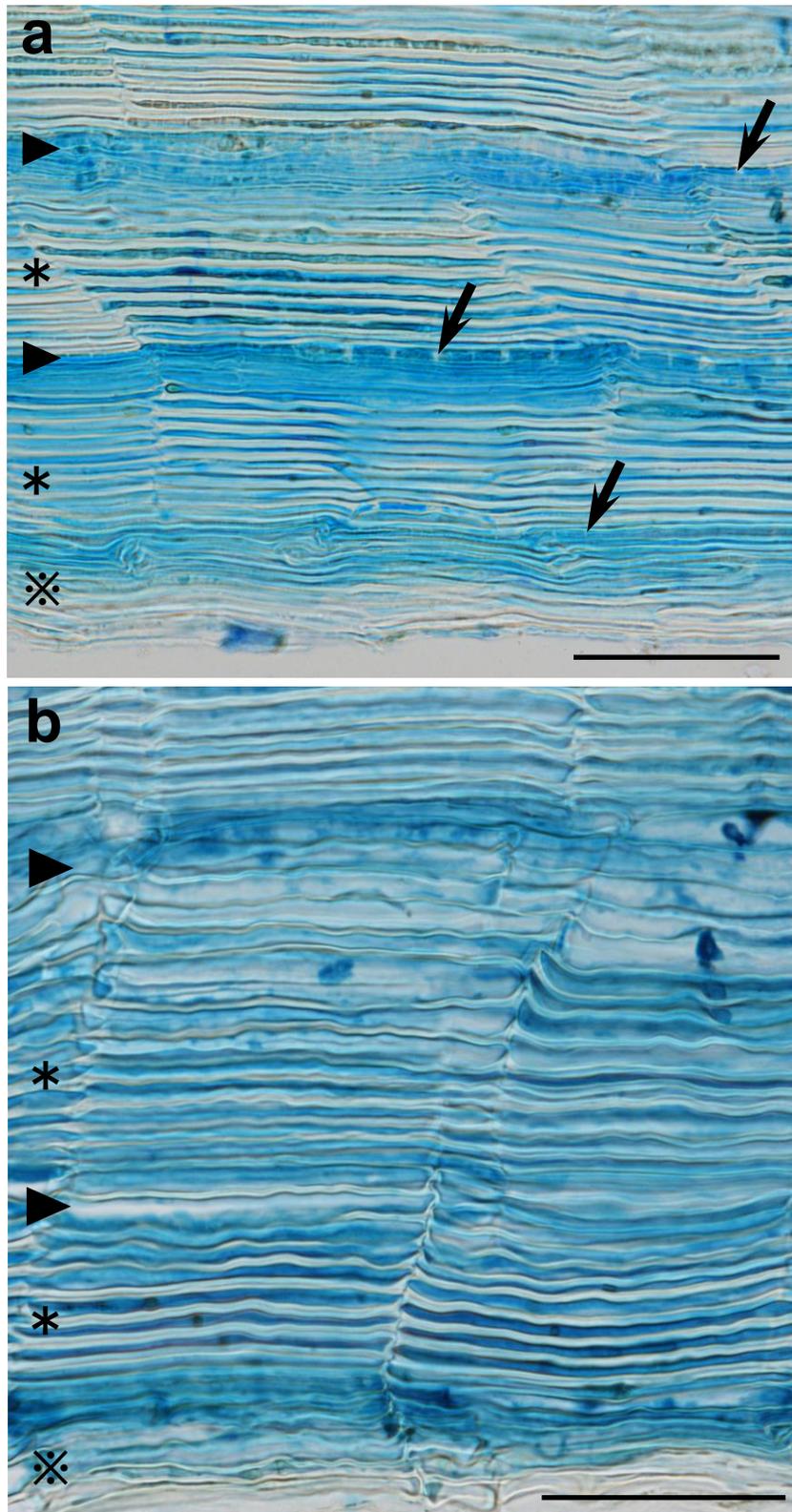


Photo 4-11 ウダイカンバ 成木幹の平滑部内層の横断面. 湿潤試験体(a)と非加力試料(b). 下側がコルク形成層側. 矢尻: 薄壁の細胞層. アステリスク: 厚壁の細胞層. ※: 形成途中のコルク層. 矢印: 細胞内容物の縦割れ. スケールバーは50 μm .

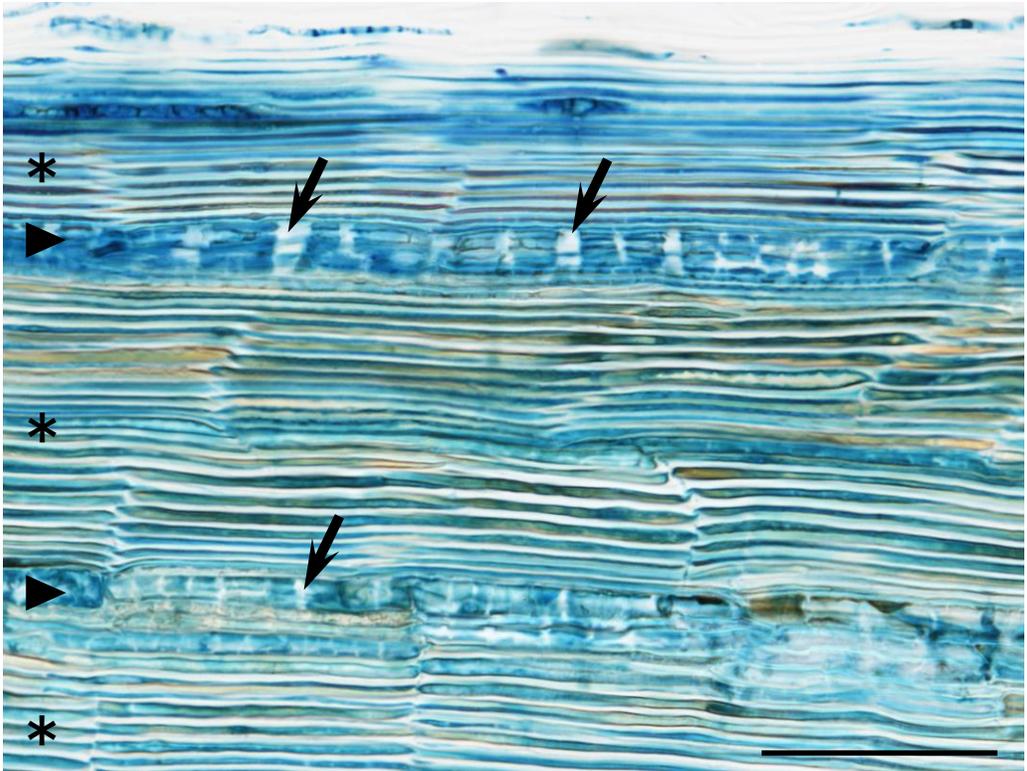


Photo 4-12 ウダイカンバ 成木幹の平滑部外層の横断面. 非加力試料. 上部が最外層. 矢尻: 薄壁の細胞層. アステリクス: 厚壁の細胞層. 矢印: 細胞内容物の縦割れ. スケールバーは50 μm .

第5章 総合考察

5.1 カバノキのコルク組織が平滑さを維持するメカニズム

第2章および第3章で述べた通り、これまでコルクガシなど一部の樹種でしか確認されていなかったコルク組織における年輪形成が、カバノキ類にも見られることが本研究により新たに明らかになった。この知見に基づき、カバノキのコルク組織では顕微鏡的に年輪数を調べることにより、形成後、何年くらい残存するのかを知ることが可能である。

本研究では、ウダイカンバの成木および1~5年生の節間を含む小枝のコルク組織の光学顕微鏡観察を行った。このうち成木の観察結果から、カバノキのコルク組織は少なくとも20年以上は樹幹にとどまることができることは明らかである(2.3.1.1 参照)。ただし、幹の直径増加率によってコルク組織が残存可能な年数は異なると考えられる。肥大成長による年々の直径増加率が大きい小枝の観察において、3年生の節間でコルク組織全ての年輪が脱落せずに残存しているのが認められた(2.3.2 参照)。したがって、ウダイカンバのコルク組織は少なくとも2~2.4倍程度引き伸ばされても破断しにくい性質を有することが示唆された。

北海道のカバノキ4種を対象にした引張試験により、ウダイカンバ、ダケカンバ、シラカンバの3種では、湿潤状態では非常に高い延性を示すことが明らかになった(4.3.1 参照)。さらに、引張荷重状態における応力緩和が木部に比べて速やかであることも示された(4.3.6 参照)。これら二つの特性は、カバノキのコルク組織が長年にわたり断裂せず平滑さを維持するために最も大きく寄与すると考えられる。

その他にも、次のような組織構造的特徴は、コルク組織が断裂せず維持されるのに寄与していると考えられる。まず、分裂中のコルク形成層細胞や、コルク形成層で形成されて間もない最内層のコルク細胞の接線細胞壁が波打っていたことは興味深い。これに対して、同最内層よりも外側の組織や引張試験後の試料の同部位ではコルク細胞の接線細胞壁が平坦であった。カバノキのコルク細胞は、後々接線方向に引き伸ばされることへの備えの一つとして、伸びしろを持たせて形成されているという解釈もできる。次に、early corkの薄壁の細胞層もコルク組織の断裂を抑えるのに寄与していると考えられる。引張試験でも

外層から内層へと層単位で順次ちぎれていく様子が観察された。仮に薄壁の細胞層のような弱層がなければ、破断は層単位ではなく一気に起こると考えられる。薄壁と厚壁の細胞層が交互に配列することで、薄紙状の層ごとに破断が起き、破断が一気に内層まで至らない効果があると考えられる。さらに、コルク細胞は形態と配列も平滑の維持に効果的になっている。個々の細胞は接線方向に細長く、接線方向に配列し、軸方向には不整に配列する。この細胞配列により、軸方向には裂けにくく、接線方向に剥がれやすい性質となり、縦裂により内部生活組織まで破壊が至るのを防ぐことができると考えられる。

ヤエガワカンバの外樹皮の解剖学的特徴は他の3種のカバノキ属と異なる点があった。相違点として、コルク細胞壁の壁層構造が3層構造を有した点、コルク組織がすぐにちぎれて年輪界で剥離する点、鋸状組織を有する点が挙げられる。ヤエガワカンバが他のカバノキ属3種よりも延性が非常に低く、形成後すぐにコルク組織が千切れて捲れあがることの要因の一つとして、細胞壁構造の違いが考えられる。また、鋸状組織の存在も大きい。硬く緻密な鋸状組織がインタクトな状態で残存しやすい一方で、平滑部のコルク組織は延性が低いため、縦横の亀裂が発生すると考えられる。

5.2 機能発揮のための皮目の構造とサイズの最適化

各齢の節間の皮目において、当年生節間では1年に filling tissue と closing layer が4～5対形成されるが、2～5年生節間、あるいは成木の幹では1年に1～3対しか形成されていなかった。顕微鏡観察の結果および引張試験の結果より、皮目は壊れやすい組織で構成され、力学的に欠点となることが明らかである。曲率の大きい若い枝では一成長期あたりの肥大成長による周囲長の変化率が大きいため、平滑部よりも皮目が先行して破損する可能性が高い。実際に、成長が停止した後の当年生節間では、その年の初期に形成された皮目の外層部分が大きく膨らんで表皮細胞が崩壊し、filling tissue がむき出しになっていた。若い節間において filling tissue と closing layer の対を多く形成することで、皮目の層を厚くすることは、先行して破壊した組織を補う働きがあると考えられる。また、若い節間において、横断面における皮目のコルク形成層が内側によく膨らんでいたのも、形成後に接線方向に引っ張られてもすぐに破けない余裕を作っておく利点があると言える。

樹幹の成長に伴い、生活組織の領域が増加する分、呼吸量も増加することが予想される。

これに対応するために、成長にともない通気組織である皮目の表面積を増大させる必要性が生じるはずであるが、実際に皮目の大きさは枝の肥大成長とともに増加していた(2.3.2参照)。しかし、軸方向の幅は増加せず、接線方向の幅のみが顕著に増加していた。これは、接線方向にはたらく引張の力に対し、力学的な欠点となる皮目の断面積を小さいまま維持しつつ、皮目の表面積を増大させているという点で、通気と保護の両面で好都合な変化であると言える。

ウダイカンバでは、優勢木の皮目は単位面積当たりの数が少なく長い、衰退木の皮目は単位面積当たりの数が多く短い(小池ら 1988)。さらに活力のある個体では長い皮目と短い皮目が混在する(小池ら 2009)。また、メジロと呼ばれる成長の速いウダイカンバの幹では、マカバと呼ばれる成長の遅い個体よりも皮目の垂直分布が少ない傾向にある(岸田ら 1989)。肥大成長が盛んな個体で皮目が長くなることは、表面積を拡大しつつ、皮目の断面積を小さく維持できる点で理にかなっている。皮目の接線方向の拡大の要因の一つは、肥大成長により接線方向に引っ張られることであると考えられ(小池ら 2009)、接線方向の引張応力に応じて皮目の両端で細胞が分裂することが予想される。衰退木で皮目が短く数が多いのは、肥大成長量が少ないことで皮目が接線方向に引っ張られる量も少なくなり、その状況下で十分な皮目の表面積を確保するために皮目の数が増えると考えられる。しかし、単位面積当たりの数が増えて皮目の垂直分布が多くなると、力学的な欠点が軸方向に密に並び、断面積に対する皮目の占める割合が増加し外樹皮が縦に裂けやすくなる危険性もある。また、枝の試料で同じ高さに分布して隣接する皮目どうしが癒合していたことから、接線方向に引っ張られるだけでなく、皮目どうしが癒合することでも接線方向に拡大することが推察される。隣接する皮目の癒合では、皮目が接線方向に引っ張られて延ばされるように拡大するよりも、より効率的に皮目の断面積を小さく維持しつつ表面積を拡大することができると思われる。

5.3 コルク形成層活動の特異性とその生理的な意義

コルク形成層が枝を一周連続して活動している期間は、部分的に活動している時期も含めた全体の活動期間よりも非常に短かった。この期間は、活動中の脆弱なコルク形成層帯が連続するため、コルク組織が容易に剥皮されやすい期間でもある。したがって、コルク

形成層が一周連続して活動する期間を短くすることには、気象現象や動物の活動などの外的要因により偶発的にコルク組織が剥離してしまう機会を減少させる効果が見込まれる。併せて、コルク形成層が活動していない期間はコルク組織が強固に内樹皮に付着するため、保護組織としての機能が低い期間であると言える。コルク形成層の方が維管束形成層よりも活動期間が短かったことは、外樹皮の保護組織としての機能を維持しつつ、外樹皮形成を必要最低限に抑え、安定して日光を得るための樹体の支持組織、および同化物質を転流する組織の形成により多くのエネルギーを投資する戦略であるのかもしれない。

謝辞

本研究の遂行及び本論文の作成に当たり、終始ご指導を賜りました北海道大学大学院農学研究院教授 佐野雄三博士に深甚なる感謝の意を表します。本論文の作成に当たり、貴重なご意見を賜りました北海道大学大学院農学研究院准教授 荒川圭太博士，北海道大学大学院農学研究院助教 山岸祐介博士，北海道大学大学院農学研究院教授 小泉章夫博士，北海道大学大学院農学研究院講師 澤田圭博士に感謝の意を表します。本研究の外樹皮の力学的性質に関する着想を得る上で貴重なご意見を賜りました京都大学生存圏研究所教授 杉山淳司博士に感謝の意を表します。試料採取の際に多大なるご協力を頂きました九州大学農学研究院准教授 内海泰弘博士，北海道大学北方生物圏フィールド科学センター森林圏ステーション天塩研究林助教 小林真博士に感謝の意を表します。北海道におけるカバノキ属外樹皮の採取について貴重な情報を提供して下さった北海道立総合研究機構森林研究本部林業試験場緑化樹センター 内山和子氏に感謝の意を表します。皮目に関する資料をくださいました北海道大学大学院農学研究院教授 小池孝良博士に感謝の意を表します。引張試験機をお貸しいただいた北海道大学大学院農学研究院教授 浦木康光博士に感謝の意を表します。試料調製から機器の操作など、研究の遂行において多岐にわたるご指導，ご助力を頂いた北海道大学農学部技官 伊藤利章氏，安井雅範博士，佐々木義久氏に感謝の意を表します。本研究の遂行に当たり，ご助言及びご指導・ご協力頂きました北海道大学農学院研究員 渡邊陽子博士，森林総合研究所林木育種センター研究員 遠藤圭太博士，北海道大学大学院農学研究院研究員 梅林敏弘博士，北海道大学工学研究院助教 堀千秋博士に感謝の意を表します。

本研究の遂行に当たり，様々なご協力を頂いた北海道大学大学院農学院樹木生物学研究室，森林化学研究室の学生諸氏に感謝の意を表します。本研究の円滑な遂行を支えていただきました北海道大学農学部森林科学科事務員 徳橋尚子さん，佐藤優実さんに感謝の意を表します。

最後に，研究を進める上で理解と惜しめない協力をいただき，あらゆる面で支えてくださった家族に心から感謝いたします。

引用文献

- Adams MJ. 1975. Potato tuber lenticels: development and structure. *Annals of Applied Biology* 79: 265-273.
- Adney ET, Chapelle HI. 1964. *The Bark Canoes and Skin Boats of North America*. Smithsonian Institution, Washington D. C.
- Albersheim P, Darvill A, Roberts K, Sederoff R, Staehelin A. 2010. Plant cell walls. *Garland Science*, New York: pp. 106-109.
- Angyalossy V, Pace MR, Evert RF, Marcati CR, Oskolski AA, Terrazas T, Kotina E, Lens F, Mazzoni-Viveiros SC, Angeles G, Machado SR, Crivellaro A, Rao KS, Junikka L, Nikolaeva N, Baas P. 2016. IAWA list of microscopic bark features. *IAWA Journal* 37: 517-615.
- Armstrong LD, Christensen GN. 1961. Influence of moisture changes on deformation of wood under stress. *Nature* 191: 869-870.
- Arzee T, Arbel E, Cohen L. 1977. Ontogeny of periderm and phellogen activity in *Ceratonia siliqua* L. *Botanical Gazette* 138: 329-333.
- Arzee T, Waisel Y, Liphschitz N. 1970. Periderm development and phellogen activity in the shoots of *Acacia raddiana* Savi. *New Phytologist* 69: 395-398.
- Bailey IW, Shephard HB. 1915. Sanio's laws for the variation in size of coniferous tracheids. *Botanical Gazette* 60: 66-71.
- Barnett JR. 1981. Secondary xylem cell development. In: Barnett JR, ed. *Xylem cell development*. Castle House Publications, Tunbridge Wells: pp. 47-95.

- Barnett JR. 1982. Plasmodesmata and pit development in secondary xylem elements. *Planta* 155: 251-260.
- Bauer G, Speck T. 2012. Restoration of tensile strength in bark samples of *Ficus benjamina* due to coagulation of latex during fast self-healing of fissures. *Annals of Botany* 109: 807-811.
- Begum S, Nakaba S, Oribe Y, Kubo T, Funada R. 2007. Induction of cambial reactivation by localized heating in a deciduous hardwood hybrid poplar (*Populus sieboldii* × *P. grandidentata*). *Annals of Botany* 100: 439-447.
- Bel AJE, Kempers R. 1990. Symplastic isolation of the sieve element-companion cell complex in the phloem of *Ricinus communis* and *Salix alba* stems. *Planta* 183: 69-76.
- Bernhard K. 1961. Entwicklung und Bau der Lentizellen des Apfels und ihre Bedeutung für die Lagerung. Eidgenössischen Technischen Hochschule, Zürich. Ph.D. thesis.
- Bhat KM. 1982. Anatomy, basic density and shrinkage of birch bark. *IAWA Bulletin. n.s.* 3: 207-213.
- Bowen WR. 1963. Origin and development of winged cork in *Euonymus alatus*. *Botanical Gazette* 124: 256-261.
- Brown CL. 1971. Secondary growth. In Zimmermann MH & Brown CL, eds. *Trees: Structure and Function*. Springer, New York: pp. 67-124.
- Caritat A, Molinas M, Gutierrez E. 1996. Annual cork-ring width variability of *Quercus suber* L. in relation to temperature and precipitation (Extremadura, southwestern Spain). *Forest Ecology and Management* 86: 113-120.
- Caritat A, Gutierrez E, Molinas M. 2000. Influence of weather on cork-ring width. *Tree*

Physiology 20: 893-900.

- Chang YP. 1954a. Anatomy of common North American pulpwood barks. Tappi monograph series 14. Technical Association of the Pulp and Paper Industry, New York: pp. 110-127.
- Chang YP. 1954b. Bark structure of North American conifers. United States Department of Agriculture, Washington DC, Technical Bulletin No. 1095: pp. 1-86.
- Chattaway MM. 1953. The anatomy of bark I. The genus *Eucalyptus*. Australian Journal of Botany 1: 402-433.
- Chiang ST, Wang S. 1984. The structure and formation of *Melaleuca* bark. Wood and Fiber Science 16: 357-373.
- Correia OA, Oliveira G, Martins-Loução MA, Catarino FM. 1992. Effects of bark-stripping on the water relations of *Quercus suber* L. Scientia gerundensis 18: 195-204.
- Ekman R. 1983. The Suberin monomers and triterpenoids from the outer bark of *Betula verrucosa* Ehrh. Holzforschung 37: 205-211.
- Esau K. 1953. Plant anatomy. Chapman & Hall, London.
- Evert RF, Eichhorn SE. 2012. Secondary Growth in Stems In: Raven Biology of Plants, 8th Ed. Freeman WH & Company, New York: pp. 614-635.
- Evert RF. 2006. Esau's plant anatomy: meristems, cells, and tissues of the plant body – their structure, function, and development, 3rd Ed. Wiley, Hoboken: pp. 323-446.
- Ferrenberg S, Mitton JB. 2014. Smooth bark surfaces can defend trees against insect attack: resurrecting a 'slippery' hypothesis. Functional Ecology 28: 837-845.

- Franceschi V, Krekling T, Berryman A, Christiansen E. 1998. Specialized phloem parenchyma cells in Norway spruce (Pinaceae) bark are an important site of defense reactions. *American Journal of Botany* 85: 601-615.
- Fujii T, Harada H, Saiki H. 1981. Ultrastructure of 'amorphous layer' in xylem parenchyma cell wall of angiosperm species. *Mokuzai Gakkaishi* 27: 149-156.
- 船田 良. 2008. 樹木形成層活動の制御機構. *木材学会誌* 54: 1-10.
- Gandini A, Neto CP, Silvestre AJD. 2006. Suberin: A promising renewable resource for novel macromolecular materials. *Progress in Polymer Science* 31: 878-892.
- Geurten VI. 1950. Untersuchungen über den gaswechsel von baumrinden. *Forstwissenschaftliches Centralblatt* 69: 704-743.
- Groh B, Hübner C, Lenzian KJ. 2002. Water and oxygen permeance of phellem isolated from trees: the role of waxes and lenticels. *Planta* 215: 794-801.
- Graça J, Pereira H. 2004. The periderm development in *Quercus suber*. *IAWA Journal* 25: 325-335.
- Graça J, Santos S. 2007. Suberin: a biopolyester of plant's skin. *Macromolecular Bioscience* 7: 128-135.
- Gričar J, Jagodic Š, Prislán P. 2015. Structure and subsequent seasonal changes in the bark of sessile oak (*Quercus petraea*). *Trees* 29: 747-757.
- Grozdits GA, Godkin SE, Keith CT. 1982. The periderms of three North american conifers. *Wood Science and Technology* 16: 305-316.

- Harkin JM, Rowe JW. 1971. Bark and its possible uses. Research Note Forest Products Laboratory 091, Madison.
- Hearmon RFS, Paton JM. 1964. Moisture content changes and creep of wood. Forest Products Journal 14: 357-359.
- Holdheide W. 1951. Anatomie mitteleuropäischer Gehölzrinden; in Feund H. Handbuch der Mikroskopie in der Technik, 5(1). Umschau-Verlag, Frankfurt: pp. 193-367.
- Holloway PJ. 1972. The composition of suberin from the corks of *Quercus suber* L. and *Betula pendula* Roth. Chemistry and Physics of Lipids 9: 158-170.
- Holloway PJ, Deas AHB. 1973. Epoxyoctadecanoic acids in plant cutins and suberins. Phytochemistry 12: 1721-1735.
- Holloway PJ. 1983. Some variations in the composition of suberin from the cork layers of higher plants. Phytochemistry 22: 495-502.
- Hooke R. 1665. Micrographia, or, Some Physiological Descriptions of Minute Bodies Made by Magnifying Glasses. With Observations and Inquiries Thereon. Martyn and Allestry for the Royal Society, London: pp. 113-116.
- 今川 一志, 石田 茂雄. 1973. ハリギリ (*Kalopanax pictus*) の2次師部の発達に関する研究. 北海道大学農学部 演習林研究報告 30: 145-162.
- Inaga S, Katsumoto T, Tanaka K, Kameie T, Nakae H, Naguro T. 2007. Platinum blue as an alternative to uranyl acetate for staining in transmission electron microscopy. Archives of Histology and Cytology 70: 43-49.
- 井上 治. 2012. 北東アジアの白樺樹皮文化－環境・社会・伝統・歴史からの北東アジア学－. 北東アジア研究 22: 81-106.

- 川瀬 清, 鈴木 誠. 1967. 広葉樹樹皮の利用に関する基礎研究. 北海道大学農学部 演習林研究報告 25: 211-234.
- 岸田 昭雄, 中村 和子, 田中 京子. 1989. ウダイカンバの変異性. 北海道の林木育種 32: 19-23.
- 小池 孝良, 向出 弘正, 高橋 邦秀, 藤村 好子. 1988. ウダイカンバ若齢人工林における衰退木の特徴. 北方林業 40: 141-144.
- 小池 孝良, 渡邊陽子. 2009. ウダイカンバの将来の「立て木」の見分け方: 「北の森づくりQ&A: 北方林業創立60周年誌」北方林業会 (編). 北方林業会, 札幌: pp. 156-157.
- 國崎貴嗣, 小泉恵理. 2008. 岩手県内のスギ若齢無間伐人工林における巻き枯らし間伐試験－経過報告－. 東北森林科学会誌 13(2): 5-8.
- 倉田 悟. 1968. 「原色日本林業樹木図鑑 第 2 巻」地球社, 東京: pp. 24-25, 176.
- Langenfeld-Heyer R. 1997. Physiological functions of lenticels. In: Rennenberg H, Eschrich W, Ziegler H, eds. Trees - contributions to modern tree physiology. Backhuys Publishers, Leiden: pp. 43-56.
- Lawes MJ, Richards A, Dathe J, Midgley JJ. 2011. Bark thickness determines fire resistance of selected tree species from fire-prone tropical savanna in north Australia. Plant Ecology 212: 2057-2069.
- Leite C, Pereira H. 2017. Cork-containing barks-a review. Frontiers in Materials 3: 63.
- Martin RE, Crist JB. 1968. Selected physical-mechanical properties of eastern tree barks. Forest Products Journal 18: 54-60.

- Mauseth JD. 2009. Structure of Woody Plants In: Botany an Introduction to Plant Biology, 4th Ed. Jones and Bartlett Publishers, Sudbury: 161-187.
- McAllister HA. 2013. *Betula dahurica*: A Special Birch Tree. *Arnoldia*: The Arnold Arboretum of Harvard University, 70(3).
- Mencuccini M, Hölttä T, Petit G, Magnani F. 2007. Sanio's laws revisited. Size-dependent changes in the xylem architecture of trees. *Ecology Letters* 10: 1084-1093.
- Mogensen HL. 1968. Studies on the bark of the cork bark fir: *Abies lasiocarpa* var. *arizonica* (Merriam) Lemmon I. Periderm ontogeny. *Journal of the Arizona Academy of Science* 5: 36-40.
- 棕代 純輔. 1968. 積層接着された木材の内部応力に関する研究. 林業試験場研究報告 211: 1-70.
- 名久井 文明. 1993. 東日本における樹皮利用の文化－加工技術の体系と伝統－. 国立民族博物館研究報告 18: 221-301.
- 名久井 文明. 1999. 「樹皮の文化史」吉川弘文館, 東京.
- 南光 浩毅, 佐伯 浩, 原田 浩. 1974. ポプラの二次師部の構造. 京都大学農学部演習林報告 46: 179-189.
- Nanko H, Saiki H, Harada H. 1977. Development and structure of the phloem fibers in the secondary phloem of *Populus euramericana*. *Mokuzai Gakkaishi* 23: 267-272.
- Nanko H, Saiki H, Harada H. 1978. Cell wall structure of the sclereids in the secondary phloem of *Populus euramericana*. *Mokuzai Gakkaishi* 24: 362-368.

- Nanko H, Saiki H, Harada H. 1979. Development and structure of the fiber-sclereids in the secondary phloem of *Prunus jamasakura*. *Mokuzai Gakkaishi* 25: 245-250.
- Nanko H, Côté WA. 1980. *Bark Structure of Hardwoods Grown in Southern Pine Sites*. Syracuse University Press, New York.
- 南光 浩毅. 1982. 樹皮の構造－特に厚壁細胞について－. *木材工業* 37: 3-8.
- Nanko H, Saiki H, Harada H. 1982. Structural modification of secondary phloem fibers in the reaction phloem of *Populus euramericana*. *Mokuzai Gakkaishi* 28: 202-207.
- 野下 治巳, 松本 正美, 井之上 俊治, 内原 浩之, 前田 俊成, 松野 嘉昭, 馬田 英隆, 井倉 洋二. 1999. 環状剥皮によるスギ・ヒノキの密度管理試験. *鹿児島大学演習林研究報告* 27: 91-96.
- Oeggl KD. 2009. The significance of the Tyrolean Iceman for the archeobotany of Central Europe. *Vegetation History and Archaeology* 18: 1-11.
- O’Gara E, Howard K, Colquhoun IJ, Dell B, McComb J, Hardy GS. 2009. The development and characteristics of periderm and rhytidome in *Eucalyptus marginata*. *Australian Journal of Botany* 57: 221-228.
- 大井 次三郎 1975. 「日本植物誌 顕花篇 改訂増補版」至文堂, 東京: 482-485.
- Oribe Y, Funada R, Shibagaki M, Kubo T. 2001. Cambial reactivation in locally heated stems of the evergreen conifer *Abies sachalinensis* (Schmidt) Masters. *Planta* 212: 684-691.
- Pereira H, Rosa ME, Fortes MA. 1987. The cellular structure of cork from *Quercus suber* L. *IAWA Bulletin n.s.* 8: 213-218.

- Pereira H. 2007. Cork: Biology, Production and Uses. Elsevier, Amsterdam.
- Pinto PCRO, Sousa AF, Silvestre AJD, Neto CP, Gandini A, Eckerman C, Holmbom B. 2009. *Quercus suber* and *Betula pendula* outer barks as renewable sources of oleochemicals: A comparative study. *Industrial Crops and Products* 29: 126-132.
- Quilho T, Sousa V, Tavares F, Pereira H. 2013. Bark anatomy and cell size variation in *Quercus faginea*. *Turkish Journal of Botany* 37: 561-570.
- Rasband WS. 1997-2012. ImageJ, U. S. National Institutes of Health, Bethesda, Maryland, USA, <http://rsb.info.nih.gov/ij/> (2017年11月21日最終閲覧)
- Reynolds ES. 1963. The use of lead citrate at high pH as an electron-opaque stain in electron microscopy. *Journal of Cell Biology* 17: 208-212.
- Romberger JA, Hejnowicz Z, Hill JF. 1993. *Plant Structure: Function and Development*. Springer-Verlag, Berlin, New York: 437-458.
- Rosa ME, Fortes MA. 1991. Deformation and fracture of cork in tension. *Journal of Materials Science* 26: 341-348.
- Rosner S, Kartusch B. 2003. Structural changes in primary lenticels of Norway spruce over the season. *IAWA Journal* 24: 105-116.
- 佐伯 浩. 1973. 木材のFractography. *材料* 22: 894-902.
- 佐伯 浩. 1988. 木材の破壊形態－木材の構造から見た基本形と用語－. *材料* 37: 529-534.
- Sanio C. 1860. Vergleichende Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung des Korkes. *Jahrbücher Wissenschaftliche Botanik* 2: 39-108 (with 80 drawings).

- Sanio K. 1872. Über die grosse der holzzellen bei der gemeinen der kiefer (*Pinus sylvestris*). Jahrbücher Wissenschaftliche Botanik 8: 401-420.
- Santos JB. 1940. Consequências fisiológicas do descortçamento. Boletim da Junta Nacional da Cortiça 20: 5-9.
- Sauter JJ, Kloth S. 1986. Plasmodesmatal frequency and radial translocation rates in ray cells of poplar (*Populus x canadensis* Moench 'robusta'). Planta 168: 377-380.
- 沢田 稔. 1958. 木材の強度特性に関する研究. 林業試験場研究報告. 108: 115-232.
- 沢田 稔. 1983. 木材の変形挙動. 材料. 32: 838-847.
- Schneider H. 1955. Ontogeny of lemon bark. American Journal of Botany 42: 893-905.
- Schönherr J, Ziegler H. 1980. Water permeability of *Betula* periderm. Planta 147: 345-354.
- Şen A, Quilho T, Pereira H. 2011. Bark anatomy of *Quercus cerris* L. var. *cerris* from Turkey. Turkish Journal of Botany 35: 45-55.
- Shaw K, Stritch L, Rivers M, Roy S, Wilson B, Govaerts R. 2014. The red list of Betulaceae. Richmond, Botanic Gardens Conservation International.
- Shibui H, Sano Y. Structure and formation of phellem of *Betula maximowicziana*. IAWA Journal (in press).
- 渋井 宏美, 澤田 圭, 杉山 淳司, 佐野 雄三. 2017. 接線方向引張過程におけるカバノキ外樹皮の変形・破壊挙動と組織の変化. 第 67 回日本木材学会大会 研究発表要旨集. https://www.jwrs.org/proceedings/dldCD_67.php (2017 年 12 月 13 日最終閲覧).

- 重松 頼生. 1958. 樹皮の構造に関する研究（第2報）：樹皮の肥厚と顕微鏡的構造. 西
京大学学術報告, 農学 10: 61-67.
- 重松 頼生. 1959. 樹皮の構造に関する研究（第4報）：マツ属樹皮の顕微鏡的構造
（2）. 京都府立大学学術報告, 農学 11: 120-125.
- 重松 頼生. 1960. 樹皮の構造に関する研究（第5報）：スギ樹皮要素の配列について.
京都府立大学学術報告, 農学 12: 106-112.
- 重松 頼生 1985. 樹皮の細胞:「木材の構造」原田 浩, 佐伯 浩（編）. 文永堂出版, 東京:
207-217.
- 島地 謙. 1964. トドマツの内樹皮組織の構造と発達. 日林試 46: 199-204.
- Sitte P. 1962. Zum feinaufbau der suberinschichten im flaschenkork. Protoplasma 54: 555-
559.
- Smithson E. 1952. Development of winged cork in *Acer campestre* L. Proceedings of the
Leeds Philosophical and Literary Society. Scientific Section 6: 97-103.
- Smithson E. 1954. Development of winged cork in *Ulmus* × *hollandica* Mill. Proceedings of
the Leeds Philosophical and Literary Society. Scientific Section 6: 211-220.
- Srivastava LM. 1964. Anatomy, chemistry, and physiology of bark. In: Romberger JA,
Mikola P, eds. International review of forestry research. Academic Press, New York,
1: 203-277.
- Sundberg B, Little CHA. 1990. Tracheid production in response to changes in the internal
level of indole-3-acetic acid in 1-year-old shoots of Scots pine. Plant Physiology 94:
1721-1727.

- Surovy P, Olbrich A, Polle A, Ribeiro NA, Slobada B, Langenfeld-Heysler R. 2009. A new method for measurement of annual growth rings in cork by means of autofluorescence. *Trees* 23: 1237-1246.
- 洲澤 育範. 2004. 樹皮舟. 国際常民文化研究叢書5 –環太平洋海域における伝統的造船技術の比較研究– 5: 113-144.
- 武田 修. 2006. 「常呂遺跡群」同成社, 東京: pp. 122-124.
- Tanaka K, Inagaki K. 1993. Enhancement of the BSE signal from hydrous SEM samples by use of a platinum blue. *Journal of Electron Microscopy* 42: 255.
- 寺崎 留吉. 1977. 「寺崎日本植物図譜」奥山 春季 (編). 平凡社, 東京: pp. 108-110.
- Thomson N, Evert RF, Kelman A. 1995. Wound healing in whole potato tubers: a cytochemical, fluorescence, and ultrastructural analysis of cut and bruise wounds. *Canadian Journal of Botany* 73: 1436-1450.
- Teixeira RT, Pereira H. 2009. Ultrastructural observations reveal the presence of channels between cork cells. *Microscopy and Microanalysis* 15: 539-544.
- Teixeira RT, Pereira H. 2010. Suberized cell walls of cork from cork oak differ from other species. *Microscopy and Microanalysis* 16: 569-575.
- Trockenbrodt M. 1990. Survey and discussion of the terminology used in bark anatomy. *IAWA Bulletin n.s.* 11: 141-166.
- 宇田川 洋. 2003. 「居住形態と集落構造から見たオホーツク文化の考古学的研究」東京大学大学院人文社会系研究科附属北海文化研究常呂実習施設.

- Wacowska M, Tarkowska JA. 1983. Ontogenesis and structure of phelloid in *Viburnum opulus* L. Acta Societatis Botanicorum Poloniae 52: 107-114.
- Wacowska M. 1985. Ontogenesis and structure of periderm in *Acer negundo* L. and *Fatsyhedera lizei* Guillaum. Acta Societatis Botanicorum Poloniae 54: 17-27.
- Waisel Y, Liphshitz N, Arzee T. 1967. Phellogen activity in *Robinia pseudoacacia* L. New Phytologist 66: 331-335.
- Waisel Y. 1995. Developmental and functional aspects of the periderm. In: Iqbal M, eds. The cambial derivatives. Encyclopedia of Plant Anatomy. Schweizerbart science publishers, Stuttgart, 9: pp. 293-315.
- Whitmore TC. 1962. Studies in systematic bark morphology I. Bark morphology in Dipterocarpaceae. New Phytologist 61: 191-207.
- Whitmore TC. 1963. Studies in systematic bark morphology IV. The bark of beech, oak and sweet chesnut. New Phytologist 62: 161-169.
- Xu X, Schneider E, Chien AT, Wudl F. 1997. Nature's High-Strength Semitransparent Film: The Remarkable Mechanical Properties of *Prunus Serrula* Bark. Chemistry of Materials 9: 1906-1908.
- Xu X, Schneider E, Zaremba C, Stucky GD, Wudl F. 1998. Modification of the Semitransparent *Prunus serrula* Bark Film: Making Rubber out of Bark. Chemistry of Materials 10: 3523-3527.
- 山田 正. 1979. 木材の特性 4. 木材の力学的性質. 材料 28: 118-124.
- 米倉 浩司, 梶田忠. 2003～. BG Plants 和名-学名インデックス (YList),

<http://ylist.info> (2017年11月17日最終閲覧)

吉永 新. 2011. 樹皮と師部の組織構造：「木質の構造」日本木材学会（編）. 文永堂出版, 東京: pp. 249-261.

陣内 巖, 海上 道雄. 1959. シラカンバの環状剥皮と結実・着花. 日林試 41: 404-405.