HOKKAIDO UNIVERSITY

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［全文の要約］
Author(s)	渋井, 宏美
Description	この博士論文全文の閲覧方法については、以下のサイトをご参照ください。 https://www.lib.hokudai.ac.jp/dissertations/copy-guides/
Degree Grantor	北海道大学
Degree Name	博士(農学)
Dissertation Number	甲第13155号
Issue Date	2018-03-22
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/70198
Type	doctoral thesis
File Information	Hiromi_Shibui_summary.pdf

Hokkaido University Collection of Scholarly and Academic Papers : HUSCAP

博士論文の要約

博士の専攻分野の名称：　博　士（農学）　　氏名　渋井　宏美

学　位　論　文　題　名

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

第１章　緒論

樹皮は，樹木の幹や根における維管束形成層よりも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。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。内樹皮と外樹皮は周皮と呼ばれる組織によって境界付けられ，最も内側に位置する周皮から外側の組織が外樹皮である。周皮は，内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り，その大半はコルク組織が占めている。周皮には細胞間隙を多く含む皮目と呼ばれる通気組織が存在する。樹皮組織の解剖学的研究は木部組織に比べてかなり少なく，その構造，形成，機能に関して理解が及んでいない点が多い。

北半球の温帯域に広く分布するカバノキ属樹種の多くは，白く平滑で横長の線形皮目を備えた特徴的な外樹皮を有する。この外樹皮は，先史時代から建築部材，容器や食器などの日用品，カヌーの船殻材など，広範な用途に使われてきた有用資源でもある。これまでその解剖学的性質については，欧米のカバノキ属樹種について調べられており，長寿命のコルク形成層が産生するほぼ純粋なコルク組織であること，薄壁と厚壁の細胞層が交互に積層して多層構造を成すことなど，主に光学顕微鏡レベルの知見が報告されている。しかしながら，国産のカバノキ属樹種の外樹皮の基本構造，コルク形成層の活動～休眠の正確な周期性に関する報告例はなく，またその平滑で美しい樹皮がどれくらいの長い年月にわたり樹幹表面に残存するのか，およびどのようにして肥大成長による円周方向の引張応力に耐えて平滑な状態を維持できるのかについては明らかではない。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」の名のとおり縦横の亀裂を伴う外樹皮を発達させるが，その基本構造は調べられていない。

そこで本研究では，第一に北海道に分布するカバノキ属樹木４種を対象として外樹皮組織の比較解剖学的調査を行った。第二に，ウダイカンバ立木から定期的に採取した枝を用いて，コルク形成層活動の周期性とコルク組織の季節的な形成過程を調べた。第三に，カバノキ類のコルク組織の力学的性質を明らかにするため，上記４種すべてまたは一部について，外樹皮組織の引張試験，解放ひずみ試験，応力緩和試験を行った。

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，その分裂能力は長年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。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。皮目においても平滑部と同様に filling tissue と closing layer の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ことが報告されている。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，本章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。

2.2 実験方法

試料として，ウダイカンバ，シラカンバ，ダケカンバ，ヤエガワカンバの４樹種を用い，成木幹の胸高部から採取した。ダケカンバ以外の樹種では枝の試料も採取した。

・光学顕微鏡観察　トリミングの後，エタノールシリーズで脱水し，EPON812 樹脂で包埋した。滑走式ミクロトームまたは回転式ミクロトームを用いて 1～15 μm厚の３断面の切片を作製した。0.5%サフラニン水溶液または 0.5%トルイジンブルー0 水溶液で染色した後，永久プレパラートを作製した。偏光板つき光学顕微鏡を用いて観察した。

・透過型電子顕微鏡(TEM)観察　ウダイカンバについてのみ行った。光学顕微鏡観察と同様に樹脂包埋した後，ウルトラミクロトームで 0.08～0.09 μm厚の切片を作製した。platinum blue の４倍希釈水溶液で染色後，Reynolds のクエン酸鉛溶液で後染色し，透過型電子顕微鏡により加速電圧 80kV で観察した。

2.3 結果

2.3.1 外樹皮の組織構造

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。

・ウダイカンバ　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。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いた。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。薄壁と厚壁の細胞層は，DBH=20 cm の幹では 21 対観察された。平滑部のコルク細胞は接線方向に細長い形を呈した。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，整然とした放射列を成していた。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。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。平滑部のコルク組織には細胞間隙は観察されなかった。

皮目は内外両方向に膨らみ，凸レンズ状の形を呈した。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。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。皮目の細胞形は，平滑部とは異なり，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，放射方向に扁平であった。closing layer では接線断面において狭い細胞間隙が多く見られた。filling tissue では，多くの細胞がつぶれて互いに剥離していたため，closing layer よりも非常に広い細胞間隙を有していた。細胞の崩壊と広い細胞間隙により filling tissue の厚みが増した分だけ，皮目が放射方向に拡幅しているようであった。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。

・シラカンバ，ダケカンバ　平滑部，皮目ともにウダイカンバと類似した特徴を有した。

・ヤエガワカンバ　薄紙状のコルク組織が積層していたが，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，硬いコルク組織の塊が点在していた。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鋲状組織と呼ぶ。周皮は皮目，鋲状組織，それ以外の平滑部に分けられた。平滑部，鋲状組織のコルク組織は，厚壁と薄壁の細胞層が交互に重なっていた。鋲状組織では部分的に非常に厚壁の細胞の塊が見られた。鋲状組織や平滑部のコルク細胞の細胞壁は，他のカバノキ属とは異なる壁層構成を有していた。皮目では，他のカバノキ属と同様に closing layer と filling tissue が交互に重なっていた。

2.3.2 年齢が明らかな枝の光学顕微鏡観察

ウダイカンバ，シラカンバの平滑部において，厚壁の細胞層と薄壁の細胞層が，枝齢と同数観察された。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，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。皮目において，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組に対してそれらが各々１～３層ずつ認められた。また，ウダイカンバの各節間の皮目の大きさについては，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。

2.3.3　ウダイカンバのコルク組織の TEM 観察

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。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分ずつずれて配置することが多かったが，薄壁の細胞層では，接線壁が薄い分だけ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，その配置も隣接する細胞間で壁孔対状に一致した。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ようなスベリンの多重層構造は観察されなかった。

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たが，filling tissue のコルク細胞では，比較的電子密度が低く，不連続なアモルファスレイヤーが発達していた。

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おり，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は一致していた。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。さらに，接線方向および軸方向に隣り合って並ぶ細胞どうしにおける著しく薄壁化した領域の配置が，厚壁の細胞層と薄壁の細胞層では異なっており，薄壁の細胞層においてこの領域が接線方向，軸方向ともに壁孔対状に接していた。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性質の要因である。

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，鋲状組織など，他のカバノキ属３種とは異なる特徴を有していた。鋲状組織では，厚壁のコルク細胞が部分的に集合していた。厚壁化したコルク細胞は他の樹種で見られるが，ヤエガワカンバの鋲状組織のような構造は報告されていない。

2.4.2　皮目の組織構造

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。本研究では，皮目の組織を TEM で詳細に観察し，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新知見を得た。皮目では，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。皮目は平滑部よりも液体や気体をよく通す性質を持つが，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。皮目では，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。

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ず，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欠損部に陥入している様子が観察され，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。

2.4.3　コルク組織の形成

コルク組織における年輪はカバノキ属以外のいくつかの樹種で観察されている。ウダイカンバ，シラカンバの枝の各節間における薄壁と厚壁の細胞層の組数がそれぞれの節間齢と一致することが確認されたことから，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層形成されることが示唆された。

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。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。

2.4.4　コルク細胞の微細構造

これまでに，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あることが報告されている。カバノキ属樹種のコルク組織は多量のスベリンを含むが，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。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ことが報告されている。ウダイカンバの場合，細胞壁に堆積するスベリン高分子の立体構造や分布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。

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。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。また，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，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。

3.2　実験方法

3.2.1　研究試料

供試木として，北海道大学札幌研究林に生育するウダイカンバ成木の枝を用いた。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。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。

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），2年生節間（2015年の調査）の基部から枝片を切り出し，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と同様に包埋，切片作製した。0.5％サフラニン水溶液または0.5％トルイジンブルー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2.2と同様な方法によりTEM観察を行った。

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ていた。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。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た。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。

・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ていた。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。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。

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，当年生節間の基部においては，コルク形成層が部分的に表皮下の細胞より分化し始めていた。また，同じ試料において維管束形成層も形成されていた。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，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。コルク形成層の活動が再開した領域は 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　両節間の形成中のコルク組織において，細胞壁の肥厚が偏光下で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。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において薄壁と厚壁の細胞の見分けがつくようになっていた。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。

・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。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。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。

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。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。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。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。当年生，２年生節間において，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。

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，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の中期〜後期に形成されることが明らかとなった。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。

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。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，一般に気孔のすぐ内側から発達することが報告されている。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。さらに，明瞭に皮目とわかるような，filling tissueとclosing layerが最初に確認された後には，これらの細胞小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は，皮目の前駆体であると考えられる。

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，季節的な活動に違いが見られた。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剝皮して使っている人々の話では，カバノキの外樹皮を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。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。

リチドームを形成するフユナラ(*Q. petraea*)の樹皮の構造と発達に関する報告では，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。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，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，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試料として小片を定期的に採取して調べることは困難であることが示唆される。

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。しかしながら，平滑な外樹皮を持つカバノ

キ属樹木では，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，そのコルク組織は長年破断脱落せずにとどまる。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。そこで，本章ではウダイカンバ，シラカンバ，ダケカンバ，ヤエガワカンバを用いて，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。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　供試木

供試木として，ウダイカンバ，シラカンバ，ダケカンバ，ヤエガワカンバを用いた。

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，各個体の成木幹の胸高部より縦 20 ㎝，横 20～30 ㎝の外樹皮を採取した。採取した外樹皮より全長 115 ㎜の試験体を作製した。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。引張試験は，縦引張試験機を用いて行った。ヤエガワカンバについては，直径５～６㎝の枝を用い，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。ヤエガワカンバで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，徒手で全長 30 ㎜程度の試験体を作製した。引張試験は手動の引張試験機を用いて行った。応力計算では，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，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。

4.2.3　走査型電子顕微鏡によるフラクトグラフィー

ウダイカンバ，ヤエガワカンバの試験後の湿潤試験体を用いて，引張試験によって変形した部位，および破断面の形状を，走査型電子顕微鏡を用いて詳細に観察した。ウダイカンバについては，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も用いて３断面を観察した。試料を SEM 用試料台に貼り付け，Pt 蒸着を行った。試料は電界放射型走査型電子顕微鏡を用いて加速電圧 2.5 kV で観察した。

4.2.4　光学顕微鏡観察

引張試験による変形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を行った。各試料は 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の計測

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，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。細胞径の計測には Image J を用いた。

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，シラカンバは 2017 年 7 月 11 日に行った。外樹皮に生じている成長応力を測定するため，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 ㎜)を瞬間接着剤で接線方向あるいは軸方向に貼り付けて試験を行った。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，ひずみを計測した。

4.2.7　外樹皮の応力緩和試験

供試木として，ウダイカンバを用いた。幹より縦約 20 ㎝，横約 20 ㎝の外樹皮を採取した。外樹皮内層の 2～7 層を用いて全長 30 ㎜の試験体を作製した。応力緩和試験は湿潤試験体を用い，恒温恒湿室(室温 23℃，湿度

50%)内の手動の引張試験機を用いて，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%，80%，100%の変位まで引っ張った時点から行った。

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。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，鋸歯状の応力-ひずみ曲線を描いた。一方で，気乾試験体の延性は小さかったが，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ため，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，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。一方で，引張比例限度応力や引張最大応力では皮目の影響は見られなかった。シラカンバで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，延性ともに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。

・ヤエガワカンバ 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。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。

4.3.2 フラクトグラフィー

・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，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放射方向につぶれていた。その外側表面(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た。細胞壁の破壊は一部の薄壁の細胞をのぞきほとんど見られなかった。破壊は細胞を分断する形で起こっていた。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，外層の薄壁の細胞では細胞内容物の縦割れが見られた。厚壁と薄壁の細胞層ともに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き，加力方向に対して垂直に破断していた。コルク細胞壁の破断面の様子はウダイカンバとは異なっていた。

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。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が，外層では薄壁の細胞において比較的広い縦割れが見られた。

4.3.4 ウダイカンバの外樹皮の細胞サイズ

ウダイカンバのコルク細胞の接線方向の長さは，非加力試料のコルク形成層付近(内層)よりも，コルク組織の最外層付近(外層)の方が長く，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，非加力試料の内層よりも長かった。非加力試料のコルク細胞の放射径は，内層から外層にかけて減少していた。

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た。これに続く左右の切れ込みにより，接線方向には収縮し，軸方向には上下切れ込みによる小さな収縮からの回復が見られた。

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て調べた。初期応力が半減するまでに要した時間は，過去に報告されている木部の圧縮応力緩和試験における半減時間よりもはるかに短かった。

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，最終的に内層が破断に至るまで高い延性を示した。木部の延性は約 1.2 %とする研究報告例があり，これと比べると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，平滑な外樹皮を持つヤマザクラ(*Prunus serrula*)の外樹皮(延性約 100 %)でも報告されている。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かった。これらのカバノキ属の延性の種間差は，外樹皮の外観の種間差に大きく影響していると考えられる。

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。木部では気乾状態と湿潤状態で延性の差はほとんどなく，引張強さについては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。

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，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くなっていた。同様の結果がヤマザクラの枝の外樹皮においても報告されている。また，木材では破壊がひずみによって規定される(沢田 1958)。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。

皮目起因で破断した試料の結果や，シラカンバの軸方向の引張試験の結果から，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)。filling tissue 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の特徴は木部組織の特徴とは異なっていたことから，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。

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が，その収縮率は非常に小さい値であった。また，本研究における応力緩和試験では，初期応力が半減するのに要した時間は，木部の曲げ方式の応力緩和試験結果よりも比較的短かかった。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。

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

これまでコルクガシなど一部の樹種でしか確証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。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。このことから，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が，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，それを裏付けるように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。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。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。

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。若い節間において filling tissue と closing layer を多く形成することで，皮目の層を厚くすることは，先行して破壊した外層の組織を補う働きがあると考えられる。

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。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。

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剝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高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。