

コシアブラ (*Acanthopanax sciadophylloides*) の 道管要素ならびに放射組織のサイズと 分布数の樹幹内における水平変動パターン*1

土屋竜太*2, 古川郁夫*3

Radial Variation Patterns of the Sizes and the Frequencies of Vessels and Rays within a Single Trunk of *Acanthopanax sciadophylloides**1

Ryouta TSUCHIYA*2 and Ikuo FURUKAWA*3

Using a single trunk of *Acanthopanax sciadophylloides* whose height was 13 m and age was 35 years, the variation patterns of average vessel element length (VEL), average earlywood vessel diameter (VDe), average vessel diameter at the center of the annual ring (VD), the number of vessels in a transverse section of 1 mm² (VNb), the average ray area (RA), the average ray height (RH), the average ray width (RW), and the number of rays at a tangential section of 1 mm² (RNb) were studied for each annual ring and for each tree height section, based on 7 discs. The maturity age of xylem material was estimated in addition to the study of the horizontal variation patterns. Furthermore, the distance from the top of the tree trunk for each time of annual ring development was estimated based on the tree height growth function estimated from the Gompertz function, and the relation between the distance from the tree top and each element is discussed. As a result, VEL and VD showed similar values as long as the distance from the tree top was almost the same, while RA, RH, and RW showed similar values provided the ring number from the pith was almost the same for a certain annual ring number. These results indicate that VEL and VD are influenced by the distance from the tree top and RA, RH, and RW are strongly influenced by the cambium age.

Keywords: vessel, ray, horizontal variation, mature wood, *Acanthopanax sciadophylloides*.

樹高13 m, 樹齢35年のコシアブラの単一樹幹を用いて, 断面高別に平均道管要素長 (VEL), 孔圏部の平均道管径 (VDe), 年輪中央部の平均道管径 (VD), 横断面 1 mm² における道管の数 (VNb), 平均放射組織面積 (RA), 平均放射組織高さ (RH), 平均放射組織幅 (RW), 接線断面 1 mm² における放射組織の数 (RNb) の髄からの年輪番号の増大に伴う変動パターンを断面高別に 7 枚の円板で調べ, ゴンペルツ関数をあてはめて求めた樹高成長関数をもとに各年輪形成時の樹幹先端からの距離を推定することで, 髄からの年輪数と樹幹先端からの距離の増大に伴う各要素の変動パターンを解析した。その結果, VEL, VD では樹幹先端からの距離が近似する場合に断面高ごとの値がほぼ同じであったのに対して, RA, RH, RW, RNb では, ある年輪以降で年輪番号が同じである場合に断面高ごとの値がほぼ同じであった。これらのことから, VEL, VD は樹幹先端からの影響を, RA, RH, RW は形成層齢の影響をそれぞれ強く受けていることが示唆された。

*1 Received October 25, 2006; accepted March 5, 2007.

*2 鳥取大学大学院連合農学研究所 The United Graduate School of Agriculture Sciences, Tottori University, Tottori 680-0945

*3 鳥取大学農学部 Faculty of Agriculture, Tottori University, Tottori 680-0945

1. 緒 言

広葉樹の二次木部における道管要素のサイズ(径, 長さ)と分布数(横断面単位面積あたりの数)ならびに放射組織のサイズ(接線断面における面積, 高さ, 幅)と分布数(接線断面単位面積当たりの数)は,

髓からの年輪番号、髓からの距離、樹幹先端からの距離の増大に伴って、サイズには増大傾向、分布数には減少傾向が認められている¹⁾。道管要素と放射組織のサイズ、分布数の樹幹内変動のうち、髓からの年輪番号の増大に伴う変動（水平変動）は形成層の成熟化現象として捉えられ²⁻¹²⁾、それらの急激に変動する部位と緩やかに変動する部位がそれぞれ未成熟材、成熟材部にされる^{4-9,12)}。特に道管要素長^{3,8)}と道管径^{4-7,9)}の水平変動は材質区分に用いられることが多く、しばしばその有効性が指摘されている⁴⁻⁹⁾。他方、放射組織のサイズや分布数が材質区分に用いられることは少なく、道管要素を用いた材質区分結果との比較も行われたことはなく有効性についても明らかでない。

一方で、道管要素のサイズと分布数の水平変動を形成層の成熟化以外の要因、すなわち樹幹先端からの距離によって説明する仮説（Aloni と Zimmermann の仮説¹⁴⁻¹⁶⁾）が提唱されており、この仮説は放射組織のサイズと分布数の水平変動を説明する仮説（Lev-Yadun と Aloni の仮説¹⁾）に適用されている。それらの仮説は、樹幹先端（若葉）からの距離の増大に伴って道管要素と放射組織のサイズが増大し、分布数が減少することを指摘し、髓から外側に向かってそれぞれ増大傾向、減少傾向が認められる原因を樹幹の伸長成長による樹幹先端部からの距離の増大に求めている^{1,14-16)}。道管要素ならびに放射組織のサイズと分布数の水平変動が樹幹の伸長成長によって説明されるのであれば、幼齢時に伸長成長が旺盛で、老齢時に伸長成長が抑制される成長パターンをもつ高木の樹幹基部と上部では、それらの水平変動パターンに相違がみられることが考えられる。なぜなら、そのような高木の樹幹基部の内側に形成される木部組織はその多くが樹幹の伸長成長の旺盛な時期に形成される一方で、樹幹上部に形成される木部組織はその多くが樹幹の伸長成長の抑制される時期に形成されるからである。従って、樹幹先端からの距離によって道管要素ならびに放射組織のサイズと分布数が規定されるのであれば、樹幹上部ではサイズの増大傾向、分布数の減少傾向が緩やかであるのに対して、樹幹基部ではサイズと分布数に急激な増大傾向と減少傾向が認められる可能性がある。そして、形成層層によって規定されるのであれば、断面高別の変動傾向は大きく異ならないはずである。

コシアブラ (*Acanthopanax sciadophylloides*) は、我が国に自然分布する固有種であり、葉は樹幹先端に束生し、若齢時にはほとんど分枝しない¹⁷⁾ ことから樹幹基部で分枝の少ない直立した樹幹をもつ。さ

らに、道管要素長は髓から外側に向かって飽和曲線的に増大するパターンを示し³⁾、道管要素長の水平変動から未成熟材と成熟材の区分のできる可能性を示す樹種である。

本研究はコシアブラの樹幹断面高別に道管ならびに放射組織のサイズと分布数の水平変動パターンを調べ、(1)断面高別の水平変動パターンの比較、(2)木部材質の成熟化についての検討、(3)樹幹先端からの距離と水平変動パターンとの関連性を検討する。

2. 材料と実験方法

2.1 材料

供試木は鳥取大学附属フィールドサイエンスセンター教育研究林蒜山の森に自生していた樹高13m、樹齢34年のコシアブラ 1 個体である。供試木は平地に生えており樹幹は通直であったが、樹高約4.5mの部位で2 又分枝していたので太い方を主幹とみなし、材料の採取は主幹から行った。2005年5月30日に伐倒し、樹幹根元を樹高0m 部位とし、根元と0.2m、1.2m、2.2m、3.2m、4.2m、5.2m、6.2m、7.2m、8.2m、9.2m、10.2m、11.2m、12.2mの部位から厚さ10cm 程度の円板を採取した。円板の横断面に偏心成長は認められなかった。樹高0.2m、1.2m、3.2m、5.2m、7.2m、9.2m、11.2m 部位の円板から、節の存在する場合はその方向を避けて、任意の半径方向に髓を含むスティックを切り出した。切り出したスティックを半径方向に連続した小ブロックに分割し、50%のエタノール水溶液に浸して保存した。

2.2 道管のサイズおよび分布数の測定

道管の直径と分布数を測定するために、それぞれの小ブロックの横断面をスライディングミクロトームを用いて20 μ m 厚で切削し、エタノールシリーズで脱水後、キシレンに置換し、ビオライトに封入して永久プレパラートを作製した。横断面永久プレパラートを光学顕微鏡にセットして、髓から2年輪ごとの孔圏部を対物レンズ4倍で、各年輪の中央部を対物レンズ10倍で、それぞれ CCD カメラ (Olympus PDMC II/OL-2) で撮影し、撮影した画像 (1200 \times 1600 pixels) をもとに画像解析ソフト (Winroof ver. 5.02 三谷商事) を用いて、複合管孔、孤立管孔の区別をせずに、孔圏部と年輪中央部の道管内腔面積を円の面積と仮定した道管内腔径 (円相当径) を、孔圏部道管では髓から2年輪ごとに68個以上 (平均100個)、年輪中央部道管では各年輪ごとに50個計測し、孔圏部の平均道管径 (VDe)、年輪中央部の平均道管径 (VD) を求めた。道管の分布数を測定

するために、プレパラートを万能投影機のスクリーン上に100倍に拡大投影し、スクリーン上で10×10 cm角(実寸1×1 mm)に含まれる道管の個数を髓から2年輪ごとにそれぞれの年輪中央部の3箇所で数え、それらの平均値を平均道管分布数(VNb)とした。道管要素長は、髓から2年輪ごとに年輪中央部をカミソリで切削、Jeffrey氏液を用いて解繊後、一時プレパラートとし、それらを万能投影機のスクリーン上に100倍に拡大投影して、道管要素の先端から先端(tip to tip)までの長さを対象年輪ごとに50本計測し、平均値を平均道管要素長(VEL)とした。

2.3 放射組織の平均サイズおよび分布数の測定

放射組織のサイズおよび分布数を計測するために、髓から2年輪ごとに、道管要素長の計測に用いた部位に隣接する年輪中央部から20 μm厚の接線断面切片を切削し、エタノール脱水、キシレンに置換した後、ビオライトに封入し、永久プレパラートを作製した。永久プレパラートを万能投影機でスクリーン上に100倍に拡大投影し、スクリーン上にトレース紙を重ねて、対象年輪ごとに無作為に選んだ96個以上(平均157個)の放射組織の輪郭をトレースした¹⁸⁾。トレース紙を200 dpiでスキャニングし、その画像を画像解析ソフト(Winroof ver. 5.02 三谷商事)を用いて、個々の放射組織の輪郭内の面積、高さ、幅を計測するとともに、それらの平均値をそれぞれ平均放射組織面積(RA)、平均放射組織高さ(RH)、平均放射組織幅(RW)とした。放射組織の分布数を測定するために、永久プレパラートを万能投影機のスクリーン上に100倍に拡大投影し、スクリーン上で10×10 cm角(実寸1×1 mm)の格子に含まれる放射組織の数を4箇所で数え、それらの平均値を平均放射組織分布数(RNb)とした。

2.4 樹幹先端部までの距離の推定

各樹齢における樹高を推定するために、樹齢から各円板の年輪数を引いた後1を足して各円板の第1年輪形成時の樹齢を算出し、それらを説明変数、各円板の採取高さを目的変数として、樹高成長曲線式としてよく用いられるゴンペルツ関数式¹⁹⁾をあてはめた(Fig. 1)。各円板の各年輪形成時の円板から樹幹先端部までの距離は、推定式から求めた樹高から対象円板の断面高を引くことによって推定した。

3. 結果と考察

3.1 道管の平均サイズおよび平均分布数の断面高別水平変動

平均道管要素長(VEL)、年輪中央部の平均道管

径(VD)、孔圏部の平均道管径(VDe)、平均道管分布数(VNb)のうち、VELとVDに断面高に共通の変動パターンがみられた(Figs. 2-5)。すなわち、VELとVDは髓から数年輪の間急激に増大した後安定化する変動パターンを示した(Figs. 2, 3)。一方、

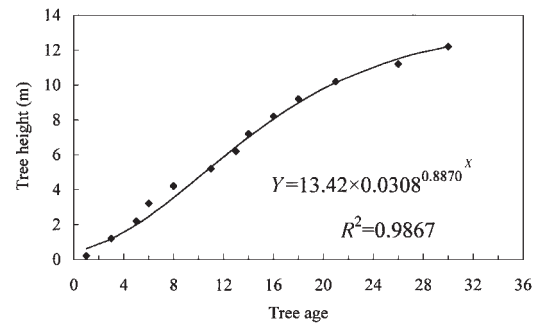


Fig. 1. The tree-age equation fitted by the Gompertz function.

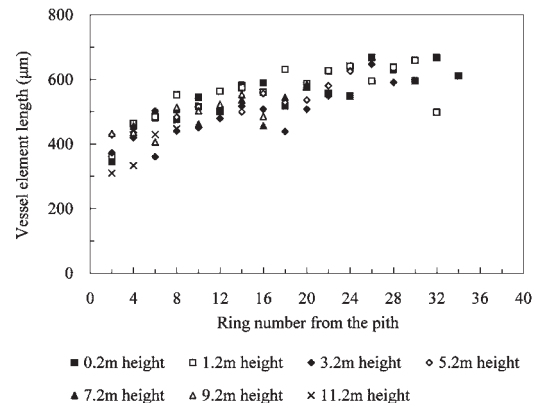


Fig. 2. Horizontal variation of vessel element length with ring number from the pith.

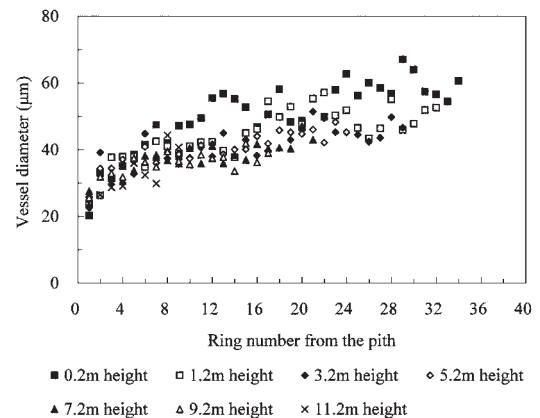


Fig. 3. Horizontal variation of vessel diameter with ring number from the pith.

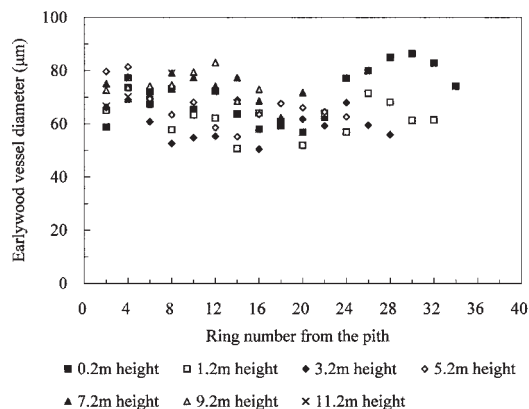


Fig. 4. Horizontal variation of earlywood vessel diameter with ring number from the pith.

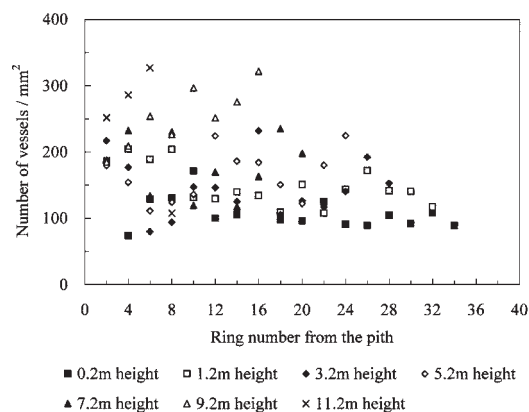


Fig. 5. Horizontal variation of number of vessels per unit transverse area with ring number from the pith.

VD_eは50-90 μm の範囲内で不規則に変動し, VNBは断面高0.2 mに減少後安定化する傾向, 断面高9.2 mに増大傾向がみられた以外, 不規則に変動した(Figs. 4, 5)。VELとVDにみられる水平変動パターンは本報告以外の多くの報告^{2, 3, 5, 6, 8-11, 13}においても指摘されており, それらの報告のいくつかでは木部材質の成熟齢推定に用いられている⁴⁻⁹。一方で本供試木にみられるVD_eの不規則な変動は数種の環孔材のVD_eで報告された変動傾向(髄付近で急激に増大した後安定化する傾向)^{4, 7}と異なり, VNBと共に木部材質の成熟齢推定に用いられないと判断された。

VELとVDの水平変動パターンを断面高別に比較すると, 低断面高(0.2 m, 1.2 m)では髄付近での増大傾向が急激で安定化後のサイズが大きいものに対して, 高断面高(5.2 m以上)では髄付近での増大

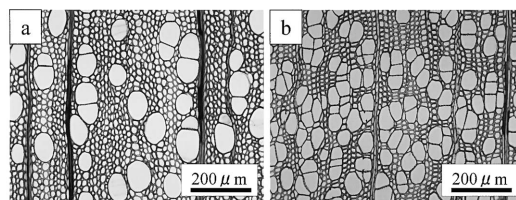


Fig. 6. Vessels in the same ring numbers from the pith at different heights.

Note: a: Transverse section of a central portion of 24th ring from the pith at 0.2 m height.
b: Transverse section of a central portion of 24th ring from the pith at 5.2 m height.

傾向が緩やかで安定化後のサイズが小さい傾向がみられた。例えば, VDの水平変動をみると, 断面高0.2 m部位では安定化後のサイズは50-60 μm 程度であるのに対して, 断面高5.2 mでは安定化後のサイズは40 μm 程度である(Fig. 3)。このことから, 年輪番号が同じでも断面高ごとにサイズが異なる傾向が認められた(Fig. 6)。VELとVDにみられる断面高別の水平変動パターンの相違は, 木部材質の成熟化傾向が断面高別に異なる可能性を示唆した。

木部材質の成熟齢の推定には, 塩倉によって提唱された方法²⁰, 区分回帰分析法^{5, 6, 8, 9}, 目測による区分^{4, 7}などが用いられる。これらのうち, 塩倉の方法²⁰と区分回帰分析法^{5, 6, 8, 9}は水平変動パターンに関数式をあてはめて成熟齢を推定する方法である。本供試木のVELとVDの水平変動には対数関数式がよくあてはまったので塩倉の方法を用いて成熟齢を推定した。すなわち, VELとVDを目的変数, 年輪番号を説明変数として対数乗関数式をあてはめ, あてはめた式から前年輪比の伸長率あるいは拡大率が1%未満となる髄からの年輪番号を成熟齢とし, 算出した。その結果, VELとVDから推定された成熟齢は, それぞれ11-21年, 10-21年の範囲内であり, それぞれの断面高でVELとVDからの推定成熟齢を比較すると1-4年輪の差でほぼ同じ値を示した(Table 1)。また, VDとVELから推定された成熟齢は断面高11.2 mを例外として, VDでは0.2 mから9.2 mの間では断面高が高くなるにつれ若齢化し, VELにおいても断面高0.2 mから3.2 mで成熟齢が16-19年輪であるのに対して断面高5.2 mから9.2 mでは10-13年輪と, 高断面高では成熟齢が若齢化する傾向がみられた(Table 1)。

3.2 放射組織の平均サイズおよび平均分布数の断面高別水平変動

平均放射組織面積(RA), 平均放射組織高さ(RH),

Table 1. Maturation age (X_0) and parameters of the regression equation given by the fomula $y = a + b \log x$ for the relationship between vessel element length ($y, \mu\text{m}$), vessel diameter ($y, \mu\text{m}$) and ring number from the pith (x, yr).

Disc height	Regression equation parameters		R^2	X_0
	a	b		
0.2 m	302.53	93.01	0.82	18
	22.15	10.94	0.85	21
1.2 m	338.61	84.70	0.71	16
	24.04	8.01	0.74	18
3.2 m	257.66	94.80	0.70	19
	26.42	6.00	0.68	15
5.2 m	363.61	65.00	0.78	13
	27.80	5.36	0.81	14
7.2 m	397.70	46.17	0.50	10
	27.05	4.80	0.74	13
9.2 m	373.65	53.59	0.54	12
	28.06	3.85	0.66	11
11.2 m	221.85	106.44	0.87	21
	21.58	7.57	0.65	19

Notes : Above line : vessel element length, below line : vessel diameter.

平均放射組織幅 (RW), 平均放射組織分布数 (RNb) のすべてにおいて, 断面高に共通した変動パターンがみられた。すなわち, 年輪番号の増大に伴って, RA, RH, RW には単調に増大する傾向が, RNb には単調に減少する傾向がみられ, VEL と VD による推定成熟齢以降の年輪でも変動した (Figs. 7-10)。接線断面切片の観察から, 髓付近の年輪と外側の年輪では放射組織のサイズ, 多列放射組織の割合共に外側の年輪の方が概して大きく, 平均放射組織サイズの増大は個々の放射組織の構成細胞数が増加するこ

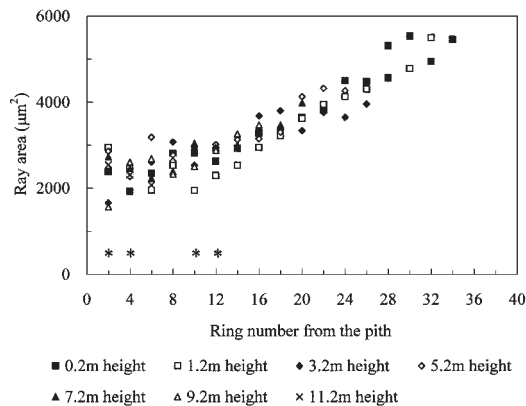


Fig. 7. Horizontal variation of ray area with ring number from the pith.

Note : An asterisk denotes significant differences among data points ($p < 0.05$, with one-way ANOVA).

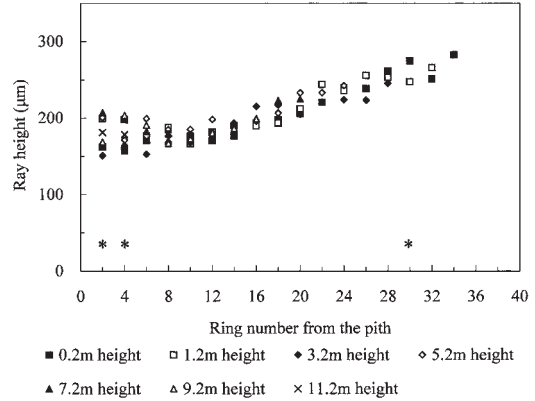


Fig. 8. Horizontal variation of ray height with ring number from the pith.

Note : An asterisk denotes significant differences among data points ($p < 0.05$, with one-way ANOVA).

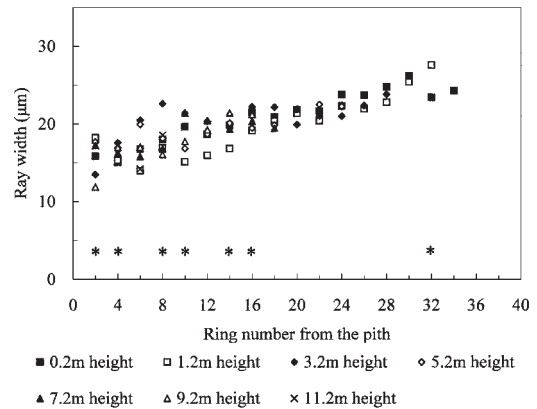


Fig. 9. Horizontal variation of ray width with ring number from the pith.

Note : An asterisk denotes significant differences among data points ($p < 0.05$, with one-way ANOVA).

とによって生じたことが示唆された (Fig. 11)。広葉樹における放射組織サイズの水平変動に関する報告は少なく¹⁰⁾, 比較できる樹種は限られているものの, 本供試木のように RA, RH, RW の全てに単調な増大傾向を指摘した報告例はない。一方, RNb にみられる変動パターンは多くの報告において指摘されている^{10-12, 21)}。

断面高別の水平変動パターンを比較すると, RA, RH, RW, RNb に断面高による相違は認められなかった。特に, RA, RH, RW, RNb は, それぞれ髓から第12年輪, 第6年輪, 第18年輪, 第20年輪以降で年輪番号が同じであれば断面高別にはほぼ同じ値を示した。これらのことは, 道管要素の平均サ

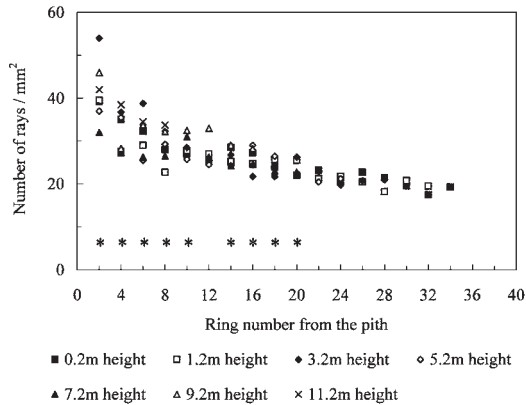


Fig. 10. Horizontal variation of number of rays per unit tangential area with ring number from the pith.

Note: An asterisk denotes significant differences among data points ($p < 0.05$, with one-way ANOVA).

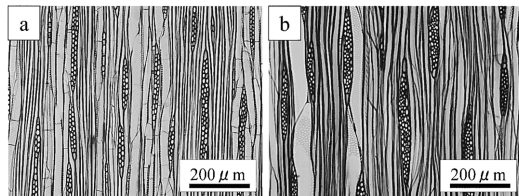


Fig. 11. Rays in juvenile wood and mature wood of the disc at 1.2 m height.

Note: a: Tangential section of 2nd ring from the pith.
b: Tangential section of 32nd ring from the pith.

イズと平均分布数が年輪番号が同じであっても断面高によって大きく異なることと対照的であり、放射組織の平均サイズと平均分布数が形成層齢に強く影響を受けることを示唆した。

3.3 樹幹先端部からの距離との関連性

ゴンペルツ式をあてはめて得られた樹高成長曲線を基に各断面高、各年輪の形成時における樹幹先端部からの距離を推定したところ、断面高1.2 mの第1年輪、断面高3.2 mの第1, 2年輪、断面高7.2 mの第1年輪、断面高9.2 mの第1年輪形成時の樹幹先端部からの距離は負の値を示したので、これらの年輪を除外して分析した。

樹幹先端部からの距離の増大に伴う変動に一定のパターンが認識されたのはVEL, VD, RA, RH, RW, RNbであった。すなわち、VEL, VDは急激に増大した後緩やかに増大する傾向、RA, RH, RWは不規則に変動した後増大する傾向、RNbは対数関数的に減少する傾向を示した。それぞれの代表例としてVD, RA, RNbの樹幹先端部からの距離の増

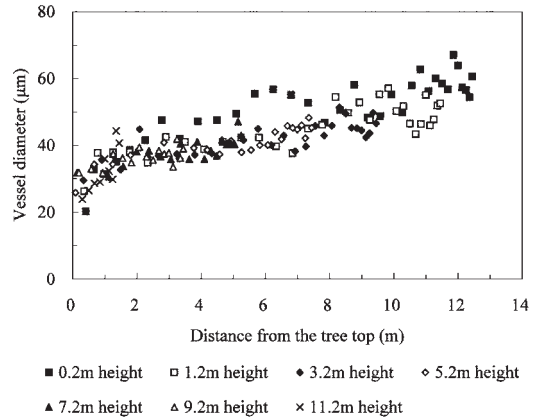


Fig. 12. Variation of vessel diameter with the distance from the tree top.

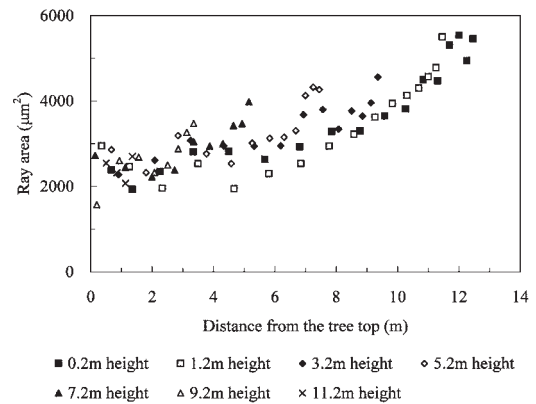


Fig. 13. Variation of ray area with the distance from the tree top.

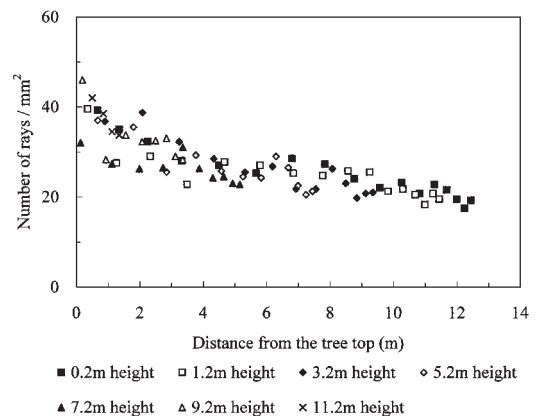


Fig. 14. Variation of number of rays per unit tangential area with the distance from the tree top.

大に伴うそれらの変動を Fig. 12-14 に示した。VD は樹幹先端からの距離がほぼ同じであれば断面高に関わらず近似値を示したのに対して, RA では樹幹先端からの距離がほぼ同じであっても断面高ごとに大きく異なる値を示し, RNb は樹幹先端からの距離が遠い場合に近似値を示した (Figs. 12-14)。ここでは割愛したが RH, RW においても同様の傾向がみられ, 放射組織の平均サイズは樹幹先端からの距離に規定されないことが示唆された。一方で, 道管の平均サイズは樹幹先端からの距離によって近似した値を示すことから, 樹幹先端からの距離による影響が強いことが示唆された。

4. 結 論

コシアブラの道管と放射組織のサイズおよび分布数の樹幹内水平変動を断面高別に調べ, 髄からの年輪数, 樹幹先端からの距離の増大に伴う変動傾向を比較し, 以下の結果を得た。

- (1) 年輪番号の増大に伴う VEL, VD, RA, RH, RW, RNb の変動には断面高に共通したパターンが認められた。すなわち, VEL, VD には髄付近で急激に増大後安定化するパターン, RA, RH, RW には単調に増大するパターン, RNb には髄付近で急激に減少した後緩やかに減少するパターンが認められた。VEL と VD では, 断面高によって安定化後の値に相違がみられた一方で, RA, RH, RW では, 一定の年輪番号以降では年輪番号が同じであれば, 断面高に関わらずほぼ同じ値を示した。
- (2) VEL と VD が安定化する年輪番号は同じ断面高であれば 1-4 年の差があるもののほぼ同じであり, 木部材質の成熟齢の推定に有効であることが示唆された。また, 推定成熟齢は断面高が高くなるにつれて若齢化する傾向がみられた。
- (3) 樹幹先端部からの距離の増大に伴う VEL, VD, RA, RH, RW, RNb の変動には断面高に共通したパターンが認められた。VEL, VD, RNb は樹幹先端からの距離がほぼ同じであれば近似した値を示した一方で RA, RH, RW は樹幹先端からの距離がほぼ同じであっても断面高別に異なる値を示した。

以上の結果から, 道管の平均サイズに与える樹幹先端からの距離の影響は比較的大きく, このことは既往の仮説を支持したのに対して, 放射組織の平均

サイズでは樹幹先端からの距離の影響は少なく,むしろ形成層齢の影響を強く受けていることが示唆された。

文 献

- 1) Lev-Yadun, S., Aloni, R. : *Bot. Rev.* **61** (1), 45-84 (1995).
- 2) Bailey, I. W. : *Amer. J. Bot.* **7** (9), 355-367 (1920).
- 3) 古川郁夫, 世古口昌子, 松田雅子, 作野友康, 岸本 潤 : 広葉樹研究 **2**, 103-134 (1983).
- 4) Helinska-Raczkowska, L. : *Ann. Sci. For.* **51** (3), 283-290 (1994).
- 5) Peszlen, I. : *IAWA J.* **15** (3), 311-321 (1994).
- 6) Lei, H., Milota, M. R., Gartner, B. L. : *IAWA J.* **17** (4), 445-461 (1996).
- 7) Helinska-Raczkowska, L., Fabisiak, E. : *Holz als Roh-Werkstoff* **57** (4), 283-286 (1999).
- 8) 黄 栄鳳, 古川郁夫 : 木材学会誌 **46** (6), 495-502 (2000).
- 9) Bhat, K. M., Priya, P. B., Pugmini, P. : *Wood Sci. Technol.* **34** (6), 517-532 (2001).
- 10) Noshiro, S., Suzuki, M. : *Amer. J. Bot.* **88** (4), 560-569 (2001).
- 11) Sun, Q., Suzuki, M. : *Trees* **15** (5), 249-261 (2001).
- 12) Rahman, M. M., Fujiwara, S., Kanagawa, Y. : *Wood Fi. Sci.* **37** (3), 497-504 (2005).
- 13) Weitz, J. S., Ogle, K., Horn, H. S. : *Func. Ecol.* **20** (2), 191-199 (2006).
- 14) Aloni, R., Zimmermann M. H. : *Differentiation* **24** (3), 203-208 (1983).
- 15) Aloni, R. : *Ann. Rev. Plant Physiol.* **38**, 179-204 (1987).
- 16) Aloni, R. : "Physiology of Trees", Raghavendra, A. S., ed., John Wiley & Sons, NY, USA, 1991, pp. 179-181.
- 17) Seino, T. : *Ann. Bot.* **81** (4), 535-543 (1998).
- 18) 藤田 稔 : "木質科学実験マニュアル", 日本木材学会編, 文永堂出版, 東京, 2000, pp. 14-15.
- 19) 大友栄松 : "林業実務必携", 東京農工大学農学部林学科編, 朝倉書店, 東京, 2003, p. 58.
- 20) 塩倉高義 : 木材学会誌 **28** (2), 85-90 (1982).
- 21) Gregory, R. A. : *Can. J. Bot.* **55** (20), 2559-2564 (1977).