

## 論文

## スギの樹幹内水分分布の変異とその変動要因に関する研究

中田 了五<sup>(1)</sup>Ryogo Nakada<sup>(1)</sup>Variation of water distribution within living stems and its causal factors in  
*Cryptomeria japonica* (L. f.) D. Don

要旨：日本を代表する造林樹種であるスギの木材利用上の問題点の一つとして、生材含水率のバラツキが大きく、このためスギ材の乾燥が高コストとなっていることが挙げられる。本研究は、遺伝的履歴の明らかな多数の供試木を材料として、スギにおける樹幹内水分分布の種内変異、すなわち樹幹内・個体間・遺伝的系統間の変異、の実態を明らかにし、その変動要因を解明することを目的とした。

スギの生材含水率の樹幹内変異およびその個体間・遺伝的系統間での変異を詳細に調べた。その結果、含水率は樹幹内でも個体間でも遺伝的系統間でも大きく変動していることが明らかになった。ほとんどの供試個体で樹幹内の異なる部位間では、含水率は異なっており、その変動パターンには個体間の共通性が認められなかった。しかしながら、遺伝的系統内の個体間においては、個体内変動パターンは類似していた。このような大きな変動を示す要因を、辺材・心材・白線帯の違いに起因する変動、辺材における密度の変動に起因する辺材含水率の変動、心材内部での含水率の変動、の3つに整理した。

次に、高解像度で水分分布を観察できる軟X線法を用いて心材内部での水分分布パターンを詳細に観察し、心材内部での含水率の変動要因を詳しく検討した。その結果、心材内部で水分は偏在しており、水分の集中している部位であるwet areaの個体内部位間および個体間での出現の仕方の違いによって心材内部での含水率の変動を説明することができた。Wet areaの分布パターンの違いを規則分布と不規則分布の二つに大きく分けることができた。遺伝的系統内の個体間ではwet areaの規則分布は似ていたが、遺伝的系統間では異なっていた。Wet areaの不規則分布の存在により、遺伝的系統内個体間の水分分布パターンの類似性が異なる場合が存在した。

スギ以外の針葉樹について、全乾法による含水率の測定と軟X線法の併用によって樹幹内水分分布を観察したところ、針葉樹では従来考えられてきた以上にwetwoodが存在する割合が高いこと、ほぼ全ての供試樹種で辺材と心材の移行材である白線帯が存在していること、が明らかとなった。一方、種間または属間に存在する様々な解剖学的な変異とwetwoodの存在の関係を検討したが、明らかな関係は認められなかった。

非破壊で樹幹内の水分量を推定することが可能である横打撃共振法によって、スギ樹幹内の水分量に季節変化があるかどうかを2週間隔で2年間にわたって調べた。その結果、晩夏から秋にかけてごくわずかな水分量の変化が認められた。この変化が生じている時期は、心材化活動が活発になり始めるとされている時期と一致した。一方、横打撃共振周波数には季節変化が認められるものの、その変化が小さいことと個体間で季節変化が同調していることより、比較対象とする個体を同時に測定すれば、季節を問わず横打撃共振法による樹幹内水分についての個体間比較が可能であるとの結論を得た。

(1) 林木育種センター

〒319-1301 茨城県日立市十王町伊師3809-1

Forest Tree Breeding Center

3809-1 Ishi, Juo, Hitachi, Ibaraki 319-1301 Japan

\*本論文は東京農工大学学位（博士(農学)）請求論文である。

ある検定林内のスギ約1000個体の樹幹内水分量を横打撃共振法によって1年間隔で2度調べ、さらにその一部の個体は伐採して心材含水率を測定した。横打撃共振法によって得られたデータの再現性は高く、横打撃共振周波数( $f$ )と直径( $d$ )の関係はクローンによって異なっていた。また、横打撃共振法により得られるパラメータである $1/df$ によって推定できる心材含水率の推定精度は低いものの、 $1/df$ のクローン平均値の順位は心材含水率のクローン平均値の順位とよく一致した。よって、横打撃共振法による簡易な測定結果に基づくクローンの選抜によって心材含水率の遺伝的改良が可能で、その育種効果は高いと結論した。

本研究の結果と他の樹種も含めたこれまでのwetwoodに関する研究結果を基に、スギにおけるwetwoodの形成メカニズムについて考察した。仮道管の多くは辺材が白線帯化する際に内腔の自由水を失うが、心材化の最終段階に自由水が仮道管内腔に再侵入することによってwetwood、すなわち水分を含んだ心材が形成されると考えられた。また、心材での水分分布の変動要因を、1) 規則分布するwet areaとして観察される遺伝的に規定されたwetwoodの発達に関する遺伝的系統間の差、2) 遺伝的に規定されたwetwoodの発達に対する環境の影響、3) それぞれの遺伝的系統の環境の影響に対する振るまいの差、4) 不規則分布するwet areaとして観察される二次的な要因で発生するwetwoodの出現に関する遺伝的系統間の差、の4つに分けることができた。したがって、4つの因子による変動が混在する結果、スギの心材の水分分布は大きく変動する。

本研究により、スギの樹幹内水分分布の変異の実態とその変動要因が明らかとなり、さらにその変動を遺伝的に改良する上での多くの重要な知見が得られたといえる。

**Summary:** *Cryptomeria japonica* (L.f) D. Don, sugi, is a leading species for plantation forestry in Japan. One of the problems in the wood utilization of *C. japonica* is high cost in wood drying due to the large variation of the green moisture content. In this study, the intra-species variation (the variation within stem, between individual trees and between genetic varieties) of water distribution in the living stem of *C. japonica*, and its causal factors were investigated with numerous materials from various genetic origins.

The variation of green moisture content in the stems of *C. japonica* was observed in detail. The large variation was observed both within stem and between individuals. Different sampling positions even from a single tree exhibited different moisture contents. Common pattern was not detected for the within-stem variation of moisture content, especially in heartwood. However, similarities in within-tree variation were observed between individuals within single genetic varieties. It was concluded that there were three factors associated with such a large variation: the variation due to the difference between sapwood, heartwood and white zone (intermediate wood); the variation depending on the variation of wood density in sapwood; the variation of moisture content within heartwood.

Soft X-ray photography was employed to observe the patterns of water distribution in heartwood in detail and in a high-resolution. Water in heartwood was generally maldistributed, and the variation of moisture content in heartwood was well explained by the difference in the appearance of "wet area" (water-accumulated area in heartwood) between various positions within single stems and between individual trees. Two types in wet area distribution were recognizable, namely, regularly distributed wet area and irregularly distributed wet area. Between individual trees within single genetic varieties, the patterns in the appearance of regularly distributed wet area were similar. However, the patterns were different between trees of different genetic varieties. The similarity between trees within a genetic variety was not observed sometimes because of the frequent presence of irregularly distributed wet areas.

Water distribution in eleven coniferous species other than *C. japonica* was observed by the measurement of moisture content using oven-dry method and by using soft X-ray photography. Wetwood was found more frequently in the investigated species than the previous thought for conifers. White zone (intermediate wood) was present in almost all the investigated species. No relationship was observed between the presence of wetwood and the variation of various anatomical features characterizing each species or genus.

Seasonal variation of water amount in the stems of *C. japonica* was investigated for two years with two-week intervals by a non-destructive and high-throughput technique, lateral impact vibration method. A very small

change of water in the stems was detected at late summer and at mid-autumn. Those periods were similar to the starting period of active heartwood formation. It was concluded that the resonance frequency by lateral impact vibration method could be applied for the comparison between trees for the estimation of water amount in the stems, regardless measuring seasons because the frequency changes were small and occurred synchronously among trees.

A thousand trees in a clonal trial were investigated twice with a year interval to know within-stand variation of the water amount in stems by lateral impact vibration method. In addition, some of the sample trees were harvested to measure the moisture content of the heartwood. The high repeatability was observed in the measurement of the resonance frequency by lateral impact vibration method. The relationship between the frequency and the diameter of the stem varied between clones. A parameter from the investigation,  $1/df$ , could predict heartwood moisture content with a low accuracy. However, the rank of the clonal average of  $1/df$  matched well to the rank of the clonal average of heartwood moisture content. Environmental effects to  $1/df$  were little. It was concluded that genetic improvement on heartwood moisture content was possible by lateral impact vibration method and that the high effect of the improvement could be achieved.

The mechanism of wetwood formation was discussed from the results obtained in this study, together with former studies including other species. Although most tracheids dehydrate when the sapwood becomes the white zone, some of these tracheids may be saturated by rewetting with free water at the final stage of the heartwood formation. By this process, wetwood, ie, heartwood that possesses a large amount of water, appears. Four factors causing the large variation of wetwood appearance were hypothesized: 1) the difference in the development of genetically defined wetwood, which can be observed as regularly distributed wet areas; 2) the environmental effects to the development of genetically defined wetwood; 3) the difference in the behavior of each genetic variety; 4) the difference in the development of secondarily induced wetwood, which can be observed as irregularly distributed wet areas. It was concluded that there is a large variation in water distribution in *C. japonica* heartwood as a result of the mixed presence of the four factors simultaneously.

This study revealed the large variation in water distribution in the stem of *C. japonica* and its causal factors. The results of this study could contribute in the advance of the genetic improvement on the moisture content variation in *C. japonica*.

## 目 次

1 緒言	
1.1 はじめに	126
1.2 本論文における用語	127
1.2.1 心材・辺材・白線帯	127
1.2.2 Wetwood	128
1.2.3 遺伝的系統	130
1.2.4 種名, 学名	131
1.3 スギのwetwood研究史	131
1.4 スギ以外の樹種のwetwood研究史	134
1.5 本研究の目的	136
2 スギの生材含水率の変異	
2.1 はじめに	136
2.2 材料と方法	137
2.2.1 含水率の測定	137
2.2.2 智頭クローン1	139
2.2.3 智頭クローン2	141
2.2.4 水戸品種	141
2.2.5 水戸クローン1	143
2.3 結果	143
2.3.1 胸高部位での含水率の放射方向分布	143
2.3.2 辺材・心材・白線帯別の平均の含水率の樹高方向での変化	145
2.3.3 含水率の放射方向分布の樹高方向での変化	149
2.3.4 含水率の頻度分布	152
2.3.5 密度と生材含水率の関係	152
2.3.6 辺材・心材・白線帯の含水率の相互関係	158
2.4 考察	158
3 軟X線法によるスギの水分分布の面的観察	
3.1 はじめに	163
3.2 材料と方法	164
3.2.1 智頭クローン3	164
3.2.2 水戸品種	164
3.2.3 水戸クローン1	164
3.2.4 水戸クローン2	164
3.2.5 X線撮影	166

3.3 結果	166
3.3.1 軟X線法で観察した樹幹内の水分分布 ー辺材・心材・白線帯での違いー	166
3.3.2 X線写真の顕微鏡観察	170
3.3.3 心材中でのwet areaの分布パターン	172
3.3.4 辺材と白線帯および白線帯と心材の境界	176
3.3.5 個体内での心材水分分布の変化	178
3.3.6 軟X線法と全乾法の比較	185
3.3.7 遺伝的系統間での水分分布の違い	188
3.3.8 Wet areaの分布と材の変色および傷害や腐朽の関係	190
3.4 考察	192
4 軟X線法によるスギ以外の針葉樹の水分分布の観察	
4.1 はじめに	196
4.2 材料と方法	196
4.3 結果	198
4.4 考察	207
5 横打撃共振法によるスギ心材の水分量の季節変化の解析	
5.1 はじめに	210
5.2 材料と方法	210
5.3 結果	212
5.4 考察	216
6 横打撃共振法によるスギ心材の水分量の林分内変異の把握	
6.1 はじめに	220
6.2 材料と方法	220
6.3 結果	221
6.4 考察	225
7 総合考察	
7.1 スギの樹幹内水分分布の変異	226
7.2 評価と選抜 ースギの心材水分に関する育種についての考察と提言ー	228
7.3 スギのwetwoodの形成に関する考察	233
7.4 おわりに	243
謝辞	244
引用文献	245

## 1 緒 言

### 1.1 はじめに

スギ(*Cryptomeria japonica* (L. f.) D. Don)は日本を代表する造林樹種であり、また、その木材の利用の歴史は非常に長い。造林樹種としてのスギは成長に優れ、その適地は北海道北部および沖縄を除く日本全国に渡っている。2000年現在、スギの人工林面積は453万ha(農林水産省統計情報部2002)にもおよび、この面積は日本の人工林面積の約44%、日本の国土全体の約12%に相当する。スギは、繊維走行が樹軸にほぼ平行で切削加工性に優れるという材質特性をもち、建築用構造材の他、様々な用途に広く用いられている。

近年の木材利用の高度化に伴って、スギでは様々な材質形質の変動が大きいという事実が指摘されるようになってきた(飯島1991a,b, 久田1993, 藤澤1998, 小田2000, 平川2002)。その一つとして、立木の樹幹にどのくらいの水分が含まれているかを示す生材含水率の変動が大きいことが知られている(矢沢1964, 島地ら1985, 平川ら2004)。生材含水率が高いことは木材の乾燥において除去すべき水分量が多いということであり、水分量が多いと材の乾燥時間は長くなり、コストの増大に結びつく。次に、生材含水率のバラツキが大きいことは乾燥時における木材の初期含水率のバラツキに直結する。人工乾燥を行う際に多数の木材の平均含水率で乾燥スケジュールを設定すると、初期含水率の変動が大きいことは、「乾燥材」といいながら過乾燥であるものや逆に乾燥不十分のものが出荷される原因となる。さらに、スギでは心材の色が黒くなるいわゆる「黒心」が認められるが、黒心と心材の生材含水率が密接に関係していることが知られている(たとえば、河澄ら1991a)。黒心は、含水率が高い上に、その見た目の悪さのために嫌われて、材価が低下する原因となる。また、高い心材含水率は、寒冷地で立木の幹に発生する凍裂と密接に関係していると考えられている(石田1963, 1986, 今川1997, 佐野1996)。凍裂を含む丸太は製材歩留まりが極端に落ちるため嫌われる。以上のとおり、スギの生材含水率の変動はスギ材の利用にとって大きな欠点となっており、そのためスギの材価を引き下げる一要因ともなっている。

針葉樹では、一般に、辺材では含水率が高く、心材では含水率が低いということが知られている(矢沢1964, Stewart1967)。このような辺材と心材での含水率の違いは次のように解釈できる。針葉樹は、辺材のほぼ全域を利用して根から葉への水分通導を行っており、かつ水分通導を担う細胞である仮道管は幹の木部の90%以上(スギでは約97%)を構成している(平井1962)。よって辺材は水分通導を担っているために常に高含水率であると考えられる。一方、樹幹の内側では、仮道管内腔から水分が消失し心材化を起こして「心材」となり、水分通導には関わらなくなる。

ところが、スギをはじめとするいくつかの針葉樹では心材に多量の水分が存在する場合があることが知られている(たとえば、Hartley *et al.* 1961, 矢沢1964)。矢沢(1964)は様々な樹種の辺材・心材別の生材含水率を調べ、スギやトドマツでは他の針葉樹に比べて心材の含水率が明らかに高いことを報告している。従来、トドマツなどでは心材で含水率が高いことが知られており、北海道では古くから水食い(水喰い)と呼ばれてきた(北村1941)。また、英語圏においては心材に水分が集積する現象は、一般に、wetwoodと呼ばれている(Hartley *et al.* 1961, Panshin & de Zeeuw 1980, Ward & Pong 1980, Ward & Zeikus 1980)。スギの心材で水分が多い現象は、特に近年「高含水率心材」と呼ばれることが多い(平川ら2004)。

スギの天然分布は日本各地に広がっており、またその造林適性のため古くから人為的な選抜による品種が形成されて来た(宮島1989)。スギの種内変異が大きい原因の一つとして、多様な品種の存在を挙げることができる。

各地域に天然に隔離分布しているいわゆる地域品種(天然品種)は、その品種が形成された地域の環境に適応して遺伝的に分化していると考えられる。また、人為的選抜によって形成されたいわゆる栽培品種(人為品種)については、選抜の目的形質あるいはそれと関係の深い形質について特に遺伝的な分化が進んだと考えられる。今日と異なって昔日には地域間の交流も比較的少なく、スギ品種の形成は地域毎に行われていたと考えられる。しかし、吉野スギなど非常に有名な品種はかなり遠方まで運ばれて利用された形跡があり、そのまま利用されるだけではなく、地域による改良を経て、同じ吉野スギという名前でも性質が大きく異なる場合もあると考えられる。近年、様々な木材性質がスギの品種間でどのように異なっているかについて研究が行われてきた。生材含水率についても数多くの研究が行われ(平川ら 2004)、スギの品種間で生材含水率に大きな違いがあることが明らかになってきた。

これまで述べてきたとおり、スギの心材の水分状態について以下のことが言える。1) スギでは他の針葉樹の多くとは異なり、心材に何らかの理由によって水分が集積する。2) 心材への水分の集積はスギ材の利用にとって欠点である。3) スギでは品種、すなわち遺伝的に近縁な個体の集合、の間に心材の水分状態が異なっている。これらの事実から、スギ材の利用にとって欠点であるスギの心材水分のバラツキを遺伝的に改良することが可能であると期待できる。本研究では、スギの樹幹内の水分分布を詳細に調べ、その個体内、個体間および遺伝的な変異について明らかにすることを目的とした。さらに、本論文では、スギ心材水分についての遺伝的改良の方法について議論し、心材への水分集積のメカニズムについて考察した。

## 1.2 本論文における用語

### 1.2.1 心材・辺材・白線帯

Committee on Nomenclature, International Association of Wood Anatomists (1964) (以下 IAWA 1964 とする) およびその訳である日本木材学会 (1975) によれば、心材 (heartwood) の定義は、

Heartwood —The inner layers of wood which, in the growing tree, have ceased to contain living cells and in which the reserve materials (e.g. starch) have been removed or converted into heartwood substances. It is generally darker in colour than sapwood, though not always clearly differentiated.

心材 —材の内方の層であって、その部分では樹木の生立時すでに生活細胞を失い、かつ生活細胞の内容物であった貯蔵物質(たとえば澱粉)は消滅するか心材物質に転化してしまっている。必ずしもはっきり区別できないけれども、一般に辺材より色が濃い。注: 濃色の心材と、色では辺材との間に差が認められない心材とが往々区別される; 熟材という用語が後者に当てられる。商業上の慣習では、心材という用語は辺材から視覚的に区別できる濃色の材に限られるのが普通である。

である。すなわち、「心材」とは、樹幹の内側の生きた細胞を含まない材の部分を目指す。また、日本木材学会(1972)は、肉眼で視覚的に捕らえられる「色」に着目して、「着色心材」および「無色(淡色)心材」また「偶発着色心材」を定義している。それに加え「偽心材」、「外傷心材」、「黒心」の三つを定義している。なお、日本木材学会(1972)は、「心材」および「辺材」は「国際木材解剖用語集」と共通の用語であるとして、定義を省略している。ただし、日本木材学会(1972)と日本木材学会(1975)の記述によれば、ここで引用されている国際木材解剖用語集は IAWA (1964) の以前の版を基礎とした日本木材学会(1964, 木材学会誌10(4): 147-166) である。

一方、辺材 (sapwood) の定義 (IAWA 1964および日本木材学会 1975) は、

Sapwood —The portion of the wood that in the living tree contains living cells and reserve materials (e.g. starch).

辺材 —材の中で生立時に生きた細胞と貯蔵物質 (たとえば澱粉) をもっている部分。

であり、すなわち、「辺材」とは、樹幹の外側の生きた細胞を含む材の部分を用いる。なお、IAWA (1964) および日本木材学会 (1975)、日本木材学会 (1972) は、心材に囲まれながら辺材の特徴を残している "included sapwood" (「内部辺材」) も定義している。

以上のように定義できる心材と辺材であるが、心材と辺材の間に心材とも辺材とも異なる移行部を特定できる場合がある (Yazawa & Ishida 1965b, Hillis 1987)。これを一般に辺材と心材の移行材 (intermediate wood) と呼ぶ。IAWA (1964) および日本木材学会 (1975) から移行材の定義を引用すると、

Wood, intermediate —Inner layers of the sapwood that are transitional between sapwood and heartwood in colour and general character.

移行材 —辺材の最も内側で、色やその他一般的性質が辺材と心材の中間的な部分。

である。

本論文では、スギに関して「心材色を呈する部分」を心材の定義とする。上記IAWA (1964) などの定義に厳密に従って放射柔細胞の生死を一つ一つの試料について行うことは現実的ではない。さらに、Nobuchi & Harada (1983) が、放射柔細胞の全数が核を失う位置と心材色が出現する位置が一致することを明らかにしているため、実用的には心材色を呈する部分を心材とすることに問題はないと考えられる。辺材については、「心材色を呈さない樹幹外側のリング状の部分で、含水率が高い部分」と定義する。移行材は、「生立木または伐採直後の生材状態で肉眼観察によってその色調で辺材と心材両方から区別できる辺材と心材の間にある部分」と定義する。本論文では、スギについて移行材を白線帯 (white zone) と呼ぶ (「白線帯」という用語は生材状態で辺材と心材の間で移行材が白い帯状に見えることに由来する)。この理由は、本研究では移行材の範囲の決定を肉眼で行い白い帯として認識できる部分を移行材と定義していることと、スギでは移行材を白線帯と呼ぶことが一般的であるからである。第四章でスギ以外の樹種について記述するが、この場合も濃色の心材を有する樹種に関してはスギと同様に心材色を呈する部分を心材とする。無着色心材または淡色心材をもつ樹種の場合 (本研究では、モミ、ドイツトウヒおよびシトカスブルース) は、樹幹外側に存在する含水率が高い部分 (あるいは高いと判断できる部分) を辺材とし、樹幹の内側に存在する辺材から区別できる部分を心材とした。スギ以外の樹種の移行材についてもスギにならって白線帯と呼ぶ。この理由は、移行材の判別を肉眼観察で行っているからであり、本研究で供試した材料においては、移行材は生材時には多少なりとも辺材より「白く」見える部分であったためである。

### 1.2.2 Wetwood

樹木の樹幹内、特に、心材の水分が通常より多い状態を指す用語はいくつかある。トドマツでは古くから「水食い材」という表現で、心材に含水率が高い部分が存在する現象およびその部分を指している (北村 1941, 石田 1986)。スギについては、心材の高い含水率は、心材色が黒くなる現象、すなわち黒心と密接な関係があるとされている (河澄ら 1991a) ため、含水率が高い現象は黒心の特徴として記載されることが多い (たとえば、島地ら 1985, 農林水産省林野庁森林総合研究所・農林水産技術会議事務局 1995, 平川 1996a)。黒心は、主として

見た目の欠点であるのに対して、心材の含水率が高いことは乾燥など見た目以外の木材の利用に対する欠点である。近年は後者により重点が置かれて研究が進められてきたことと、黒心と心材の含水率が高い現象は必ずしも一致しない場合があるので、心材の含水率が高い現象に対して「高含水率心材」という用語が用いられる場合も多い（平川ら 2004）。

心材に水分が集積し、含水率が高くなる現象に対する英語の用語として“wetwood”を挙げることができる。Wetwoodの定義をいくつか引用すると、

—the heartwood, and sometimes the inner sapwood, with higher moisture content than the adjacent sapwood; the excessive wetness is associated with bacterial action, resulting in fermentation odors. Wetwood is subject to excessive checking and collapse and causes difficulties in gluing. (Panshin & de Zeeuw 1980, p687)

—Wetwood is a disease of wood: sapwood, heartwood, false heartwood. Bacteria are the primary agents,.. (Shigo 1986, p324)

—Wetwood is a type of heartwood in standing trees which has been internally infused with water. (Ward & Pong 1980, p1)

である。上述のShigo (1986) のようにバクテリアの存在がwetwoodの存在と深く関わっているとしている文献は多い(Ward & Zeikus 1980)。一方、バクテリアは必ずしも存在しないとしたものもある(Hartley *et al.* 1961, Coutts & Rishbeth 1977, Worrall & Parmeter 1982)。Wetwoodの発生原因はともかく、すべての場合でwetwoodとは水分を多く含む二次木部をさすが、通常の辺材はwetwoodとは呼ばれない。おそらく、

—a central region of dead, water-soaked wood (Coutts & Rishbeth 1977)

あるいは

—any non-living wood with a water-soaked appearance in live trees (Worrall & Parmeter 1982)

と定義できる樹幹の一部分について、wetwoodと呼ぶことに異論はないであろう。

Wetwoodの日本語訳としては「水食い材」がふさわしいと考えられる。日本木材学会 (1972) では、

水食い材 —通常含水率の低い心材を持つ樹種であるのに、なんらかの原因で、心材およびときには内側の辺材が隣接の辺材部より高い含水率を示すもの

と定義している。しかしながら、本研究の主な対象であるスギにおいて水食い材という用語が用いられることはほとんどないので、スギの心材への水分集積現象を水食い材と呼ぶことには抵抗がある。一方、現象としてはスギで認められるものと、wetwoodあるいは水食い材とよばれるものは、心材の水分状態については違いが認められない。そこで本論文では、あえて日本語を用いずにwetwoodという英語を用いてこの現象を指すこととする。また、後述のとおり、スギを始めとする針葉樹では、一般に、辺材はそのほとんどが飽水に近い状態であって、すなわちそれ以上水を含むことが難しいと考えられる事実と、本研究では辺材にwetwoodと呼べる部位あるいは現象を観察することが出来なかったため、wetwoodの定義から辺材を除く。上記の様々な文献でのwetwoodの定義および用法は、樹幹の特定の部位の呼称である場合と、樹幹の特定の部位に水分が集積する現象を指す場合、あるいはその両方に用いられている。本研究では、部位なのか現象を指すのかについて混乱を避けるため、水分状態で定義できる心材の特定の部位については、後述する新しい用語を用いることとして、wetwoodという用語は現象を指すものとする。よって、本論文では、偽心材と傷害心材を含む心材で、針葉樹で多く認められる

「含水率が低い」という状態よりも多量の水分が心材に集積する現象をwetwoodと定義する。

### 1.2.3 遺伝的系統

本論文では、遺伝的に近い個体の集団を「遺伝的系統」と表現する。遺伝的系統はその遺伝的近縁度でさらに細分化することが可能である。

「クローン (clone)」は全く同じ遺伝子群をもっている個体の集合体である。八杉ら (1998) は、「無性的な生殖によって生じた遺伝子型を同じくする生物集団 (後略)」と定義している。スギでは主としてさし木によってクローン化が行われるが、本論文の材料の中にはつぎ木によってクローン化されたものも多い。まれに、栄養繁殖した個体が枝変わりなどの原因で必ずしも親個体とは同じ遺伝子群を持たない場合もあるが、本論文では、栄養繁殖によって一個体より増殖された個体群は同じ遺伝子群をもつものとして考察を進める。なお、クローンという言葉は同じ遺伝子をもつ個体の集合体(本論文でのクローンの定義)に属するひとつひとつの個体について用いられる場合もあるが、混乱を避けるため、本論文ではクローンに属する個体はラメート (ramet) と呼んで区別する。また、個体ではなく、細胞や遺伝子についてもクローンという言葉を用いる場合があるが、本論文では上記の定義に従って、個体の集合についてクローンという言葉を用いる。

「家系 (family)」は親を同一とする兄弟個体の集合である。スギをはじめとする林木においては種を採取した個体すなわち雌親 (母樹) は記録しやすいのに対し、雄親 (花粉親) は一般には不明である。人工交配によって形成された種子群から養苗した個体群は雌親と雄親の両方が明らかである。片親を同じくすることが明らかな (普通雌親が既知) 子の集合を半兄弟家系 (half-sib family)、両親が同じであることが明らかな子の集合を全兄弟家系 (full-sib family) と呼ぶ。

「品種」の概念は複雑である。スギのように林業での利用の歴史が長い林木では、各々の品種個々の遺伝的多様性は様々であり、一様な定義は難しい。たとえば、比較的最近作出されたスギ品種のクモトオシやヤブクグリなどは単一クローンあるいはごく少数のクローンで構成されているだろうと考えるのが妥当で (高田・白石 1996)、さし木で増殖されて造林されるため、その遺伝的多様度は世代を経ても変わらないと考えられる。一方、たとえば、タテヤマスギとかアキタスギという品種はそれぞれ富山県立山周辺や秋田県の天然スギ林分から種をとって増殖されて造林された品種である。採種林分も様々で遺伝的多様度は高いと考えられるが、造林特性や材質などさまざまな点である程度似ているため、品種として認識されている。さし木で増殖される品種でも、吉野スギなどはさし穂をとる個体として林地で伐採したものの中で形質の優れる多数の個体を使うため、遺伝的多様度は比較的高く保たれていると推察される。本研究では宮島 (1989, p29) の定義、

林業品種とは、1樹種の中で、一定の遺伝性を持ち、実用的形質において他の集団 (個体群) とは異なる樹木の集団 (個体群) を指す

に従い、ある程度遺伝的に分化しており、かつ様々な性質がある程度似ている個体の集合を品種と定義する。なお、本論文で用いる「品種」という用語の定義は、林業用樹木の品種に対するもので、農業で用いられる品種の定義とは若干異なっている。林業品種では、普通農業分野で用いられる品種よりも大きい遺伝的変異を持つ集団についても品種と認識される。品種という用語に相当する英語としてはrace, varietyなどが挙げられるが、宮島 (1989) や日本での林業品種を指す一般的傾向に従って、「cultivar」を用いる。

本論文においては、クローンおよび品種を材料として用いた。クローンについては、精英樹およびそれに準ず

る個体のさし木またはつぎ木クローンである。品種については、日本全国のさまざまな地域において人工造林に用いられ、「品種」が形成されていると認識できるものである。各品種の遺伝的近縁度は、おそらく1クローンであろうと思われるものから、1林分あるいは複数の林分(ただし特定の地域)の多数の個体から採取した多数の種子の中からの数個体で構成されている品種もある。本論文においては、各クローンの個体(ラメート)間の遺伝的距離は0、すなわち各個体は同一遺伝子群を保持していると考ええる。また、各品種の個体間の遺伝的距離(遺伝的近縁度)は品種によって様々であるが、一般に、クローンに比べて大きいと仮定して考察をおこなった。以上の定義によるクローンおよび品種また他の遺伝的に近縁な個体のグループを総称する言葉として「系統(race, line, strain)」という用語が用いられるが、「系統だった考察」などという用法の中での「系統」や「系統発生(phylogeny)」などという場合の「系統」との混乱を避けるため、本論文では「遺伝的系統」という用語を用いる。対応する英語としてはstrain, genotypeなども考えられるが、本論文では「genetic variety」を用いる。

#### 1.2.4 種名, 学名

本論文ではスギ以外にも様々な樹種を扱うが、それらの呼称として標準和名を用いる。論文中で初出の場合は学名を付すこととした。標準和名ならびに学名は朝日新聞社(1994-1997)の該当種の記載文中にならい、第四章での記載の順番も朝日新聞社(1994-1997)における記載の順番にならうこととした。朝日新聞社(1994-1997)に出てこない樹種であるメキシコイトスギについては上原(1961)にならった。ただし、ダグラスモミの学名については、朝日新聞社(1994-1997)の本文中では、*Pseudotsuga menziesii* var. *menziesii*としているが、同種は基準変種であることから変種名は削除して*Pseudotsuga menziesii*とした。

### 1.3 スギのwetwood研究史

Hartley *et al.* (1961) は次のように記している。

The first study of water-soaked wood and associated factors in living trees, using modern techniques, appears to have been by Fujioka and Takahashi on *Cryptomeria japonica*.

すなわち、藤岡・高橋(1918)はwetwoodについてのもっとも古い研究例の一つである。スギの一部の個体では心材が黒色となる、いわゆる「黒心(くろじん)」という現象が古くから知られていた。藤岡・高橋(1918)は黒心のスギの諸特性を調べ、その一部として含水率も調べている。「黒杉」と「赤杉」についてそれぞれ5個体と3個体の含水率の平均値は147%と83%である。最大の含水率を示した個体は197%であった。

注：藤岡・高橋(1918)は「百分率」として含水率を記しているが、これは生材重量を分母とした含水率で、現在林木の材質研究において一般的な乾燥重量を分母とする含水率とは異なっている。本論文で挙げた含水率は、筆者が藤岡・高橋(1918)の表中の重量から計算した値である。また、藤岡・高橋(1918)はこの表のデータを樹幹内のどこから採取したか明示していないが、試験体のサイズが小さい(5x5x3cm程度)ことと文脈から判断すると心材の一部のデータであると考えられる。なお、藤岡・高橋(1918)の英文抄録がFujioka & Takahashi (1921)であり、Hartley *et al.* (1961)は後者を参照したと考えられる。

生立木の状態で、あるいは伐採直後の木材に含まれる水分の量、すなわち生材含水率は、木材の利用にとっての基礎情報の一つである。第一に、生材含水率および木材の密度、あるいは生材密度が既知であれば、丸太材積より丸太重量が算出できる。木材の取引は普通材積で行われるので、材積より生材重量を算出しなくては運材時の積載重量を求めることはできない。第二に、木材の乾燥を考える場合、生材含水率は除去すべき水の量を示す基準となる。第三に、木本植物の幹に存在する木部は、植物体にとっては光合成の原料となる水の通り道である。木本植物の水分生理を理解する上で、木部(あるいは木材)にどのくらいの水が含まれているかという情報は水分生理を考察する上での最も基礎となる情報である。以上の理由により、様々な樹種の生材含水率を把握する試みが行われてきた。日本における生材含水率の研究のうち、もっとも代表的なものが矢沢らによる一連の研究(矢沢 1950, 1960, 1961, 1963, 1964, 矢沢・深沢 1956)である。矢沢(1964)は、一般に針葉樹では生材含水率は辺材で高く、心材で低いという結論を得ているが、いくつかの樹種では心材で高い場合もあるとしている。この心材で含水率が高い樹種として、トドマツなどとともスギが挙げられている。矢沢(1964)はスギについては二つの数値を挙げて、赤心と黒心で違うと述べている(赤心のスギ(A)と黒心のスギ(B)の心材含水率はそれぞれ、72.4%, 113.1%)。1950-60年代に、矢沢らが報告した生材含水率のデータはスギ以外の樹種でもスタンダードのデータとなり、長く引用されている(たとえば、島地ら 1985)。

矢沢らの活発な研究のあと、スギの心材水分に関する報告はしばらく少なくなった。ところが、1980年代後半から再び数多くのデータが提出されている。この理由としては、1950-60年代の拡大造林によって全国各地に多量に造林されたスギが間伐期を迎え、心材含水率のデータが容易に採取できるようになってきたこと、伐採された間伐材に黒心が多く発生することが問題になった(平川 1996a)こと、また、木材を乾燥するということが一般的になり始めたため生材含水率のデータが必要になったこと、などを理由として挙げることができる。そして、それら拡大造林期に植栽されたスギはいまや主伐期にはいろいろとしている。矢沢(1964)の報告などにより、1980年代からの研究ブームの前からスギの心材含水率が他の針葉樹に比べて高いこと、特に黒心で高いことは知られていた。初期の研究ではスギにはタイプが二つ(すなわち、赤心と黒心)あって、黒心は異常に心材の含水率が高いものであるという考え方が主流であった。たとえば、見尾(1988)のデータをみると、4つのプロット(各プロットは品種が異なり、プロットあたり15-30個体を供試している)のうち、1つのプロットのデータだけが他のプロットに比べて明らかに含水率が高い。このデータを見て、スギには心材の含水率が高いものと低いものがある、と解釈するのはわかりやすい。ところが、データが増えるとともに、典型的な黒心=高含水率材と典型的な赤心=低含水率材の二種類があるというより、含水率の変異はもっと大きく、より複雑なことがわかってきた。三輪(1991, 1995)は、30以上の品種についてその心材含水率をリストした。川村(1988)は61クローン203個体、川村(1989)は99クローン228個体、平川ら(2003a, b)は518クローン945個体を供試した。平川ら(2004)は過去の報告を取りまとめ、54品種(精英樹含む)をリストした。これらの多数の供試木を用いた研究結果を見ると、心材の含水率は個体によって大きく異なり、その頻度分布は連続的であることがわかる(川村・三上 1987, 平川ら 1992, 2003a, b, 2004, 中田・山田 1994, 藤澤ら 1995)。平川ら(2003a)によれば、心材含水率の個体値の最小および最大はそれぞれ41%と284%である。

心材内での水分分布も複雑なことが分かってきた。三輪(1983, 1985, 1991, 1995)は、放射方向ならびに樹高方向で心材含水率の樹幹内分布にいろいろなパターンがあることを明らかにし、しかも品種によって異なっていることを示した。藤澤ら(1989)、亀井・津島(1988)、河澄ら(1991a)、中田・山田(1994)は、それぞれ

三輪 (1983) を改変した放射方向含水率分布パターンを定義した (第二章および Nakada *et al.* 1999b 参照)。平川ら (1992), 平川 (1997b) は, 心材含水率の平均値と軟X線法 (石田ら 1967) で観察した放射方向の水分分布パターンを組み合わせることで5つのタイプを定義した。樹高方向での変異については, 三輪 (1985), 亀井・津島 (1988), 松村ら (1994), 平川 (1997b), 中田ら (1998) の報告があり, 平川 (1997b) は3つの, 中田ら (1998) は7つの樹高方向の含水率分布パターンを定義している。これら樹幹内変異の様子は個体によって大きく異なり, スギ一般について共通するパターンを見つけることはできなかった。

品種間 (三輪 1983, 1985, 1991, 1995, 見尾 1988, 亀井・津島 1988, 河澄ら 1991a, b, 森川ら 1996, 久保ら 1997, Kubo *et al.* 2001) や精英樹クローン間 (川村・三上 1987, 川村 1988, 1989, 藤澤ら 1989, 池田・大森 1991, 中田・山田 1994, 藤澤ら 1995, 安久津・藤本 1997, 安久津 1999, 2003) での心材含水率の遺伝的系統間差の検討も行われた。これらの結果を総合すると, 品種あるいは精英樹クローン間で心材平均含水率 (主として胸高部位) には大きな差が認められ, 品種内やクローン内の個体間では心材平均含水率も放射方向分布も似ていた。藤澤・太田 (1991) は有名品種間での交配家系を用いて, 心材含水率に花粉親と母樹両方の影響が大きいことより, 遺伝的系統間での差の存在のみならず, 心材含水率は遺伝的な形質であることを明らかにした。しかし, 別の有名品種間の交配家系 (藤澤 1998) では, 交配家系間, 一般組み合わせ能力, 特定組み合わせ能力とも心材含水率に有意差は認められていない。藤澤・太田 (1991) は含水率として  $M_s$  (飽水含水率に対する生材含水率の比) を, 藤澤 (1998) は  $M_c$  (乾重ベースの生材含水率) を用いていることがこの矛盾の原因かもしれない ( $M_c$  と  $M_s$  については第二章 2-2-1 で定義する)。

黒心と心材含水率の関係については古くから知られていた (藤岡・高橋 1918, 矢沢 1964)。すなわち, 黒心は含水率が高く, 赤心は低い。上述したとおり, 心材含水率については赤心と黒心の二つにわけられるものではない。また, 心材色の頻度分布も連続的で一山形である (平川ら 2003a, b)。なお, 心材色を定量的に測定するためには通常色差計が用いられる (平川 1996b) が, この際に注意点が二つある。一つは測定面をどこにおくかである。木口・柾目・板目の基本三断面のどれかによっても変化するし, 測定範囲の大きさ (スポット径) によっても変わってくる。二つ目は経時変化である。生立木の段階ですでに心材が黒化している場合もあるが, 通常は伐採直後のスギ材は黒色を呈していない。少なくとも, 「真っ黒」という状態ではない。それが時間の経過にともなって黒化し, さらに時間を経ると黒さが弱まって暗褐色となるのが通常の黒心である (阿部ら 1994a)。

藤原・岩神 (1989) は色の濃淡を表す指標である明度 (表色系についての記載がない) と心材含水率に相関関係を見いだした。河澄ら (1991a) は, 明度 ( $L^*a^*b^*$  表色系での  $L^*$ ) と心材含水率を比較したところ,  $r = -0.90$  という高い相関関係を見いだした。さらに, 河澄ら (1991a) は, 温水抽出物量と明度に負の相関関係を, 温水抽出物量と心材含水率に正の相関関係を見いだした。森川ら (1996) は, 温水抽出物の主成分が木材を高温で熱したときの灰分と密接に関係していると考え, 灰分の中でもカリウムの量が明度と高い負の相関関係にあることを明らかにして, カリウムの多少が心材のアルカリ化の主要因であるとした。阿部ら (1994b) は, 黒心の主要因の一つとして炭酸水素カリウムを同定している。Kubo & Ataka (1998) も, 黒心と心材含水率, 黒心と灰分特にカリウムとの関係を確認している。

心材含水率の測定はある程度手間がかかるのに対して, 黒心は一目で判断できる。黒心はその色が好まれないことから材価を低下させる要因になりやすく, よって経済的に重要なため, 含水率よりも早くから遺伝的改良を求められてきた。さらに, 現在では色彩色差計を用いると簡単に数値化 (木材の場合  $L^*a^*b^*$  表色系を用いるの

が一般的である) できる(平川 1996b)。関西林木育種場(1977)、渡辺(1977)、大庭ら(1977)は、育種を前提に関係機関へのアンケート、林地調査、あるいは精英樹クローンの調査を行っている。また黒心の観察は心材含水率の調査より一般に容易であるため、黒心と立地についても伐採時の観察などからさまざまな言い伝えが存在する。藤岡・高橋(1918)、関西林木育種場(1977)、伊藤・黒田(1993)は、聞き取りなどの結果をまとめているが、これらを総合すると、谷筋の肥沃で水分の多い場所には黒心が多いということがわかる。また、渡辺(1977)、野々田ら(1982)、大森・池田(1996)、Kubo & Ataka(1998)は、実際の林分で調査を行い、斜面下部で黒心の割合が多いことを明らかにしている。一方、黒心と立地には関係がないという報告もある。上述の聞き取り結果で立地と黒心には関係ないという意見がある。菅原・中田(1996)は、尾根部の方が黒心の割合が高いことを報告している。黒田(1997)は、斜面上部と下部では黒心の発生傾向に差がないことを報告している。平川ら(2002)は、同一さし木品種内で立地によってどのように個体間差が現れるかを調べた。その結果、2つの試験区のうち片方では斜面上部急傾斜地と斜面下部緩傾斜地に心材含水率に有意差が認められたが、片方では認められなかったことを報告している。西澤ら(2003)は、アヤスギ一品種で黒心と土壌および心材のカリウム量を調べたが、土壌と心材のカリウム量の関係はよく適合し、心材の明度と心材のカリウム量には負の相関関係を認めたものの、斜面下部の方が明度が高くかつカリウム量が少ないという結果を得ている。また、水分の多い立地条件で黒心の割合が多くなるという報告は多いが、すべての個体が黒心になるという報告はない。

これまで、スギの心材が黒くなる現象をすべて黒心と表記してきたが、黒心をさらに分類する場合もある。とくに、関西地域では主として枝打ちと関連すると考えられる心材の黒色変色現象をボタン材と称することが多い(赤井 1978a,b, 大迫ら 1972, 1974, 伊藤・黒田 1993, 黒田 1997)。これは不整形の変色部が木口面でボタンの花弁状に現れる現象について言ったのが始まりかと思われるが、木口面ではごく一部に現れる樹軸に平行な変色もボタン材とされる場合もある。その他に、アンコ材、シミ材、ハチカミ材、ザイタマ材など原因が不明であるものや昆虫の食害に起因すると考えられる変色材も黒心として取り扱われることがある(農林水産省林野庁森林総合研究所・農林水産技術会議事務局 1995)。スギノアカネトラカミキリ(*Anaglyptus subfasciatus* var. *rufescens*)の食害に起因するトビクサレ(滝沢ら 1982, 大林・塩倉 1996)も黒心と呼ばれることもある。なお、ボタン材などでは必ずしも変色部全体が真っ黒ではない。これらの呼称やその定義は地域によって異なる場合も多い(伊藤・黒田 1993)。

平成4~6年度(1992~94年度)にかけて多くの研究者が黒心について研究を行い、その結果が報告書に取りまとめられ(平川 1997a)、さらに成果普及用のパンフレットも出版された(農林水産省林野庁森林総合研究所・農林水産技術会議事務局 1995)。それらによれば、黒心には1) 遺伝的に発現するタイプ、2) 傷害によって発現するタイプ、3) 暗色枝枯病菌が原因となって発現するタイプ、の3つがあることと、含水率およびその効果によって生じる欠点(輸送コストと乾燥コストの増大)を除けば他の材質形質に関して赤心と黒心では差が認められないことが明らかとなった。さらに黒化原因成分を同定し、黒心発生抑制法を提案している。

#### 1.4 スギ以外の樹種のwetwood研究史

石田(1955, 1963, 1986)はトドマツの凍裂に関する一連の研究から、水食い材について詳しく研究し、凍裂と水食い材が密接に関係していることを明らかにし、水食い材における水分の樹幹内分布を詳しく観察した。石田らの北海道大学の研究グループはさらに他の樹種のwetwoodも研究対象として、主として北海道産樹種の

wetwoodについての研究を発展させた。数種の広葉樹では心材が季節を問わず、かつ樹幹内のどこでも常に辺材より高含水率であるという事実から、これらの樹種は心材が高含水率であるのが通常の姿であるとして、これらの心材について「多湿心材 (wet-heartwood)」と呼ぶことを提案した (Yazawa *et al.* 1965, Yazawa & Ishida 1965a)。また、辺材と心材の移行材 (Yazawa & Ishida 1965b) について、さらに人工心材 (矢沢ら 1967) の研究にも取り組んだ。その後、この研究グループは水食い材の研究に軟X線法 (石田ら 1967, 今・深沢 1985) を取り入れ様々な樹種について樹幹内の水分分布を調べている (李ら 1985, 今川ら 1989, 佐野ら 1989, Sano & Fukazawa 1990, Sano *et al.* 1995, 佐野 1996, 今川ら 1996)。また、石井ら (石井ら 1984, 1985, 氏家 1984, 石井・深沢 1987, 深沢 1989) はトドマツの水食い材で無機成分特にカリウムが多いこと、水食い材では仮道管間の有縁壁孔の閉鎖が不完全なことから、無機成分の心材への集積による浸透圧の上昇が駆動力となって心材への水分集積が起こり、水食い材を形成するとの仮説を提唱した。

トドマツでは、古くから水食い材の存在が知られていた (北村 1941)。このため、心材含水率は古くからトドマツの材質において重要な形質の一つとされており (蕪木 1950, 1952, 1973), クローン間 (片寄 1985, 飯塚ら 2000) や産地間 (中村ら 1996a) での心材含水率の変異, 立地による違い (真田ら 1987, 1988), 多数のデータによる北海道内での水食い材の発生実態 (中村ら 1996b) など, 多くの報告がある。

広範囲の様々な樹種について wetwood の出現について論じた総説に Hartley *et al.* (1961), Ward & Zeicus (1980), Ward & Pong (1980) があり, その他にも蕪木 (1956), 矢沢 (1960), 矢沢 (1964), Yazawa *et al.* (1965), Yazawa & Ishida (1965a), Schroeder & Kozlik (1972), Bauch *et al.* (1975) Coutts & Rishbeth (1977), Schink & Ward (1984), Passialis & Tsoumis (1984), 李ら (1985), Worrall & Parmeter (1986) などが様々な樹種における wetwood について報告している。これらの報告を取りまとめると以下ようになる。

1) 様々な樹種で wetwood が観察されるが, 種間差または属間差が存在する。針葉樹では *Abies*, *Tsuga* などには多くみられる。*Pinus* では, ハードパイン (二葉松, *Diploxylon*) ではほとんど認められないが, ソフトパイン (五葉松, *Haploxylon*) では時々認められる。広葉樹では, *Populus*, *Fraxinus*, *Ulmus* などではしばしば認められ, 矢沢ら (矢沢 1960, 矢沢 1964, Yazawa *et al.* 1965, Yazawa & Ishida 1965a) は, 樹幹のどの部分でもさらに季節を問わず常に心材含水率が辺材含水率よりも高い事実から, これらの樹種の心材を「多湿心材 (wet-heartwood)」と名付けた。他に, *Betula*, *Quercus* などでも報告がある。

2) 上記の種間差が認められるにも関わらず, 種内個体レベルでは変異があることがある。たとえば, ヒノキ (*Chamaecyparis obtusa* (Siebold & Zucc.) Endl.) やカラマツ (*Larix kaempferi* (Lamb.) Carrière) には wetwood についての報告がほとんどないが, 筆者 (中田 未発表) は, 両種の数個体で wetwood を肉眼観察している (ヒノキではわりと大きな面積で, カラマツでは非常に限定された面積でスポット状に水分集積部が分布していた)。また, 三好 (1934) が報告しているヒノキ凍裂木にみられる変色材 (三好 1934 の図 60, 77, 78) はおそらく wetwood であると判断できる。さらに, 平井 (1951) が報告している心材含水率が高いカラマツは, wetwood であると考えるのが妥当であろう。Ward & Zeicus (1980) の wetwood 出現リストには, 彼らの観察した個体数と wetwood を含む個体数が記載されているが, 全観察個体で wetwood が認められた樹種は非常に少ない。

3) wetwood の出現と細菌の存在について関係があるという報告が多い。しかしながら, 細菌の関与に否定的な報告もある。一般に, 広葉樹の wetwood では wetwood の成因として嫌気性細菌を挙げるのが妥当であろうとも考えられるが, 針葉樹の wetwood では否定的な結論がみられる場合が多い。細菌の

関与が明らかであろうと考えられる wetwood に対して、「bacterial wetwood」という用語を用いる場合もある (Murdoch 1992, Patridge 1998, Xu *et al.* 2001)。

4) スギの黒心の場合と同様に、他の樹種でも wetwood と変色材 (discolored wood) の関係が認められる。変色材の発生は、樹幹の傷などから侵入する腐朽菌などに対する防御のために、樹木自身の反応として起きている化学物質の代謝の結果と考える説がある。この理論は「CODIT (compartmentalization of decay in trees) モデル」としてまとめられている (Shigo & Hillis 1973, シーゴ 1985, Shigo 1986)。この説に従えば、心材に水分を集積させるのは腐朽菌などに対する防御(すなわち腐朽を compartmentalize - 区画化 - するための壁として水分が機能する)反応のひとつであり、水分集積によってその部分は嫌気状態になるので、好気性の腐朽菌は侵入できず、そのかわり嫌気性バクテリアが侵入・繁殖して嫌気性を保つ様に働いて樹木と共存すると理解できる。Wetwoodに関連する嫌気性バクテリアは通常木材組織には影響をほとんど及ぼすことがなく、実際 wetwood の各種強度性能は通常材とあまり変わらないことが多い (Hartley *et al.* 1961, Passialis & Tsoumis 1984)。

## 1.5 本研究の目的

本研究では、スギ樹幹内の水分分布の変異を把握して、その変動要因を整理することを第一の研究目的とした。まず、遺伝的な履歴の明らかな多数の供試木を供試材料として、生材含水率の変異の全貌を明らかにすることを試みた。樹幹内の様々な位置から試料を採取して生材含水率を測定し、生材含水率およびその個体内での分布について、個体内、個体間、遺伝的系統間での変異を詳しく調べた(第二章)。さらに、より高解像度での樹幹内における水分分布の観察を行うため、遺伝的な履歴の明らかな多数の供試木の樹幹内の様々な位置から試料を採取して軟X線法を用いて詳細な水分分布を調べた(第三章)。これらの結果より、スギ樹幹内水分分布の変動要因を整理した(第七章7-1)。

第二の研究目的は、スギにおける wetwood という現象の理解である。スギの生材含水率(第二章)と水分分布(第三章)の個体内分布の観察に加え、スギ以外の針葉樹について個体内水分分布を観察した(第四章)。さらに、非破壊測定法である横打撃共振法を用いて、スギの樹幹内水分の季節変動(第五章)とスギの樹幹内水分分布に対する環境の影響(第六章)について調べた。これらの結果を総合して、スギの wetwood の形成に関して考察した(第七章7-3)。

これらに加えて、上記の研究の結果より、木材利用上欠点となっているスギの生材含水率の大きな変動を、林木育種によって改良する具体的方法について議論した(第七章7-2)。

本論文は学位論文として東京農工大学に提出したものである。

## 2 スギの生材含水率の変異

### 2.1 はじめに

第一章で述べたとおり、スギの生材含水率、特に心材の生材含水率は、個体間および個体内で変異が大きいことが知られており、その原因としては遺伝的系統間での違いや個体の生育環境の違いが考えられている。ところが、生材含水率の測定は蒸発しやすい水をその対象としていることもあって、これまでの報告の多くはそれほど多数の試料について研究を行ったといえるわけではない。さらに、多くの研究は一般造林地から試料を得ている場合が多く、この場合、普通はその材料の遺伝的な素性は明らかではない。本研究では、同一立地に生育した遺

伝的系統が明らかな多数の材料を用いて、スギの生材含水率の変異を把握することを試みた。

スギの生材含水率の変異を把握するためには、個体による違い、遺伝的系統による違いや林分による違いなどの個体間変異の把握と、辺材と心材での違いや、心材中でも放射方向および樹幹内での高さによる違いといった個体内変異の把握の両方が必要である。個体間変異については、辺材・心材別に個体を代表するような値を測定し、その個体間での変異をみた研究がこれまでも多く存在する(たとえば、川村・三上 1987, 川村 1988, 1989, 藤澤ら 1995, 平川ら 2003a, b)。個体内変異については、辺材と心材で異なっているという事実は明らかとてよいが、心材内での個体内部位間の研究は個体間変異の研究に比べて研究例が少ない。

本章では、個体内の胸高部位における含水率の放射方向分布、辺材・心材・白線帯別の平均の含水率の樹高方向での地上高による変化、含水率の放射方向分布の樹高方向での変化、の三種類の個体内変異およびその個体間変異の把握を試みた。また得られたデータを解析することにより、樹幹内および個体間の生材含水率のバラツキの程度の把握と、密度と生材含水率の関係、すなわち、生材含水率の変動の一要因としての密度についても考察した。

木材の生材含水率の表記法としては、ある試料に含まれる水の量を試料の乾燥重量で割った値(以下乾重ベースの含水率)が用いられることが一般的である。しかし、木材中の水分の状態を考える場合、乾重ベースの含水率のみで考察すると不十分な場合がある。これは、木材の密度に大きな変動があり(たとえば、矢沢 1963, 深沢 1967, 小田ら 1990)、この密度の変動は、すなわち、木材中の空隙率の変動であることに由来している。木材の真密度は樹種を問わず $1.50 \text{ g/cm}^3$ 程度(渡辺 1978, 伏谷ら 1985)と考えてよいのに対し、木材の構成細胞のサイズと細胞壁厚は材料個々で異なっている。ある木材試料の空隙率は、その試料がどのくらいの水を含むことができるかということを決定する。この結果、木材の密度は生材含水率の変動要因となる場合がある(矢沢 1964, 三輪 1991)。この場合、木材の密度は個体間および個体内で変異があるため、密度の変動にともなって生材含水率も変動する。密度の変動の影響を生材中の水分状態の考察から排除するために、「飽水含水率に対する生材含水率の比」を用いることが適当な場合がある(Stewart 1967, Chalk & Bigg 1956, Sano & Fukazawa 1990, Sano *et al.* 1995)。本研究では一部の試料についてのみではあるが、乾重ベースの生材含水率とともに飽水含水率に対する生材含水率の比を測定して考察した。

## 2.2 材料と方法

複数回にわたり、複数の場所から多数の材料を採取して、いくつかの方法を用いて個体内の変異、個体間の変異、遺伝的系統間の変異を調べた。以下にそれぞれの材料と方法を詳述する。

### 2.2.1 含水率の測定

本研究ではさまざまな材料を用いたが、それらに共通する生材含水率の測定法(全乾法)を記す。全ての場合において、供試木の伐採からできるだけ速やかに木材ブロックを採取し、木材ブロックの調整後ただちに生材重量 $W_g$  (g)を測定し、 $105^\circ\text{C}$ のオープンで恒量に達するまで乾燥した。デシケータ中で冷却後測定した重量を全乾重量 $W_d$  (g)として、以下の式によって乾重ベースの生材含水率 $Mc$  (%)を求めた。

$$Mc = \frac{W_g - W_d}{W_d} \times 100 \quad \dots(1)$$

一部の材料については、生材重量を測定した後、ブロックを飽水状態にして飽水重量  $Ws$  (g) を測定し、以下の式によって飽水含水率  $Mmax$  (%) に対する生材含水率の比  $Ms$  (%) を求めた。

$$Ms = \frac{Mc}{Mmax} \times 100$$

$$= \frac{Mc}{\frac{Ws - Wd}{Wd} \times 100} \times 100 \quad \dots (2)$$

また、一部の材料については浮力法により飽水状態のブロックの体積  $Vg$  (cm<sup>3</sup>) を求め、以下の式によって容積密度  $R$  (g/cm<sup>3</sup>) を算出した。

$$R = \frac{Wd}{Vg} \quad \dots (3)$$

容積密度から空隙率を計算し、空隙率から  $Mmax$  を推定することも可能である (Stewart 1967, 渡辺 1978, 伏谷ら 1985, 平川 1996b)。

体積 1 (cm<sup>3</sup>)、全乾重量  $R$  (g) の木材 (この時、容積密度は  $R$  (g/cm<sup>3</sup>)) が繊維飽和点 (FSP) にあるときの結合水重量  $Ww_{fsp}$  (g) は、

$$Ww_{fsp} = \frac{Mfsp}{100} \times R \quad \dots (4)$$

ここで、 $Mfsp$  は FSP の時の乾重ベースの含水率 (%)

FSP における木材中の空隙の体積  $S$  (cm<sup>3</sup>) は、結合水飽和状態においては細胞内腔には自由水が存在せず、結合水の体積が全乾木材に付加されることにより FSP 状態が形成されていると考えると、

$$S = 1 - \frac{R}{r} - \frac{Ww_{fsp}}{d} \quad \dots (5)$$

ここで、 $r$  は木材の真密度、 $d$  は結合水の密度 (g/cm<sup>3</sup>)

と表すことができる。この木材が飽水状態になった時、木材中の水の重量  $Ww_{satw}$  (g) は、

$$Ww_{satw} = Ww_{fsp} + S \times d' \quad \dots (6)$$

ここで、 $d'$  は自由水の密度 (g/cm<sup>3</sup>)

である。この木材の飽水時含水率  $Mmax$  (%) は、(4) (5) (6) 式より、

$$Mmax = \frac{Ww_{satw}}{Wd} \times 100 = \frac{Ww_{satw}}{R} \times 100$$

$$= \frac{Ww_{fsp} + S \times d'}{R} \times 100$$

$$= Mfsp + 100d' \left( \frac{1}{R} - \frac{1}{r} \right) - \frac{d'}{d} Mfsp \quad \dots (7)$$

水の密度は 1 g/cm<sup>3</sup>、木材の真密度  $r$  は 1.50 g/cm<sup>3</sup> とし、ここまで体積 1 cm<sup>3</sup> の木材として考察してきたが、含水率は割合なので、一般解としてよいとすると、

$$Mmax = \left( \frac{1}{R} - \frac{1}{1.50} \right) \times 100 \quad \dots (8)$$

となる。実際は結合水の密度は 1 ではないが (渡辺 1978)、飽水重量を求める場合は誤差は小さいので、実用上

(8)式を用いることに問題はない。(8)式については、以上に示した伏谷ら(1985)の解とは別に渡辺(1978)や、容積膨潤率から求める解(深澤和三, 北海道大学講義資料)もある。

なお、木材の含水率として、生材状態あるいはある程度の乾燥状態での木材重量に対する水の量、すなわち、ある水分状態での木材にどのくらいの水が含まれるか、という値(生重ベースの含水率)を用いる場合もある。本論文では特に断りが無い限り、単に含水率といった場合、上で定義した全乾法による乾重ベースの生材含水率  $Mc$  を指すこととする。

上述のように求めたブロック毎の含水率 ( $Mc$  と  $Ms$ ) を個体内同一地上高で平均した値は、その地上高における平均的な含水率であり、本論文ではこれをその地上高での平均含水率と呼ぶ。平均含水率をもとめる時に辺材・心材・白線帯毎に平均した場合は、それぞれ辺材平均含水率・心材平均含水率・白線帯平均含水率と呼ぶ。

### 2.2.2 智頭クローン1

1991年11月に、鳥取県八頭郡智頭町穂見の林木育種センター関西育種場山陰事業場(当時)の精英樹クローン集植所からスギ精英樹12クローン35個体(クローン13は2個体, 他の各クローンは3個体ずつ)を伐採し、胸高部(地上高1.2 m)から厚さ10 cmの円盤を採取した。供試木の詳細を表-2.1に示す。精英樹とは、精英樹選抜育種事業(林野庁1980)において選抜された個体であり、成長形質と樹幹形に優れていて外観に特に欠点がないことを選抜基準としている。なお、精英樹の選抜は1954年に開始された。精英樹はクローン化され、林木育種センターに保存されている。その保存場所を「クローン集植所」と呼ぶ(原稿執筆時点では名称が「育種素材保存園」と変更されている)。採取した円盤をビニール袋に入れて乾燥を防いで岡山県勝田郡勝央町の林木育種センター関西育種場に移送後ただちに冷凍保存した。凍結円盤より幅2 cmの髓を通るストリップ(立木時の南北を基準とした)を作成し、ストリップより放射方向に1 cm刻みの試料を割断して採取した。採取直後に生材重量を測定し、本章2-2-1に従って  $Mc$  を求めた。ブロックごとの  $Mc$  をプロットして、胸高部での生材含水率の放射方向分布を調べた。智頭クローン1においては、ブロック作成時には辺材・心材の違いを無視してサンプリングして、のちにブロックを辺材ブロック・心材ブロック・辺材と心材の両方を含むブロックに分類し、辺材と心材の含水率の違いを調べた。智頭クローン1では、心材色を呈する部分を心材とし、それ以外を辺材として、白線帯は辺材に含めた。

表-2.1 智頭クローン1 供試木一覧

クローン番号	クローン名	ラメート 番号	植栽年月	C/G/S *1	樹高 (m)	DBH (cm)	枝下高 (m)	伐採年月	備考
1	上市2号	2	1964.09	G	18.9	32.8	5.7	1991.11	
		4	1964.09	G	14.9	24.4	4.4	1991.11	
		6	1964.09	G	18.8	25.0	5.1	1991.11	
4	石動3号	1	1963.11	G	20.3	37.6	5.9	1991.11	
		3	1963.11	G	20.2	30.2	8.6	1991.11	
		5	1964.09	G	19.5	25.5	9.9	1991.11	
5	立山1号	2	1963.11	G	9.1	11.6	5.3	1991.11	
		4	1963.11	G	12.2	14.8	8.7	1991.11	
		6	1963.11	G	12.4	13.2	9.1	1991.11	
13	江沼4号	4	1963.11	G	16.0	18.3	9.6	1991.11	
		6	1963.11	G	18.5	22.0	12.2	1991.11	
14	石川3号 *2	1	1963.11	G	19.1	29.0	5.5	1991.11	
		3	1963.11	G	18.3	25.0	10.3	1991.11	
		5	1963.11	G	18.6	23.8	10.7	1991.11	
33	小松17号	2	1963.11	G	17.3	22.8	5.5	1991.11	
		4	1963.11	G	18.5	29.5	6.0	1991.11	
		6	1963.11	G	17.9	27.0	5.8	1991.11	
44	南条1号	2	1963.11	G	16.3	19.4	11.0	1991.11	
		3	1963.11	G	14.2	15.2	10.9	1991.11	
		6	1963.11	G	17.9	20.8	12.1	1991.11	
52	敦賀1号	2	1963.11	G	16.6	22.3	5.8	1991.11	
		4	1963.11	G	19.7	33.0	7.6	1991.11	
		6	1963.11	G	19.2	32.7	7.6	1991.11	
53	敦賀2号	1	1963.11	G	15.8	19.3	9.8	1991.11	
		3	1963.11	G	17.5	19.8	11.5	1991.11	
		5	1963.11	G	17.3	21.7	11.6	1991.11	
57	伊香4号	2	1965.10	G	17.4	25.6	10.8	1991.11	
		3	1963.11	G	18.8	27.1	12.4	1991.11	
		5	1963.11	G	19.5	26.6	13.4	1991.11	
61	宮津1号	1	1963.11	G	16.9	19.7	9.8	1991.11	
		4	1963.11	G	17.4	18.6	11.0	1991.11	
		6	1963.11	G	17.7	23.0	10.8	1991.11	
113	金沢署102号	1	1963.11	G	14.6	21.8	7.4	1991.11	
		3	1963.11	G	15.8	20.2	10.0	1991.11	
		5	1963.11	G	17.6	26.6	11.3	1991.11	

\*1 増殖方法：C, さし木；G, つぎ木；S, 実生  
 \*2 精英樹候補木で審査過程で失格となったもの

## 2.2.3 智頭クローン2

1992年11月と1993年1月に、山陰事業場の精英樹クローン集植所のスギ精英樹2クローン6個体（各クローン3個体ずつ）を伐採した。供試木の詳細を表-2.2に示す。智頭クローン2では、供試木伐採後2 mに玉切りして、1番玉から末口に心材が確認できなくなる丸太までを供試した。丸太の両木口にワセリンを塗布し、さらにビニール袋に入れて水分の蒸発を防ぎ、丸太を冷蔵庫に保管して、1週間以内に以下の手順でブロックを調整して生材重量を測定した。まず、丸太の中央部より5 cm厚さの円盤を採取した。よって、地上高1 mから樹高方向に2 mおきに円盤を採取したこととなる。円盤の東西南北4方向より、樹皮から髓に至る幅2 cmのストリップを切り出した。ストリップの両木口を切り取ってから髓から1 cm毎に約1×2×3 cm (r×t×l) の木材ブロックを分割して採取し、ただちに生材重量を測定し、乾燥後生材含水率 $Mc$ を求めた。採取したブロックは秤量時に辺材・心材・白線帯の判別を行って記録した。智頭クローン2の場合は二つ以上のカテゴリーに入るブロックについては両方を含むものとして記録した。

表-2.2 智頭クローン2 供試木一覧

クローン番号	クローン名	ラメート番号	植栽年月	C/G/S *1	樹高 (m)	DBH (cm)	枝下高 (m)	伐採年月	備考
193	福知山1号	2	1965.10	G	18.3	25.4	9.7	1993.01	
		4	1964.09	G	19.0	26.0	8.8	1993.01	
		6	1967.11	G	17.2	24.8	8.1	1993.01	二又
211	養父1号	2	1967.11	G	13.5	13.4	9.2	1993.01	
		4	1967.11	G	19.6	24.2	10.5	1993.01	
		6	1965.10	G	21.7	30.8	10.9	1993.01	

\*1 増殖方法：C, さし木；G, つぎ木；S, 実生

## 2.2.4 水戸品種

1995年11月に茨城県水戸市笠原町の林木育種センタースギ有名品種集植所より、19品種57個体（各品種3個体ずつ）を伐採した。供試木の詳細を表-2.3に示す。供試林分は全国からスギ有名品種を集めて一カ所に植栽したものであり、ほぼ同樹齢の34在来品種と精英樹6クローンがそれぞれ1~4列に列状植栽されていた。この林分から表-2.3の19品種を選び、それぞれ3個体ずつ計57個体を供試した。各供試木の地上高0.7, 1.5, 3.5, 5.5, 7.5, 9.5, 11.5 mから20 cm厚さの円盤を採取した。個体によっては樹高が低く、上記の地上高のうち高いものでは心材量が小さいものがあり、この場合（5個体）は上部の円盤を採取しなかった。逆に、3個体では13.5 mからも円盤を採取した。それぞれの円盤より、髓を含む幅3 cm, 厚さ2 cmのストリップを切り取り、さらに目視により、辺材、心材、白線帯に分割して、それぞれ生材含水率を測定し、辺材、心材、白線帯別の円盤採取地上高毎の個体データを求めた。水戸品種では $Mc$ と $Ms$ の2種類の含水率を測定した。

表-2.3 水戸品種 供試木一覧 (1/2)

品種記号	品種名	品種導入元	個体番号	植栽年月	C/G/S *1	樹高 (m)	直径*2 (cm)	伐採年月	備考
A	アヤスギ	九州林木育種場	A1	1963.04	C	18.1	17.0	1995.11	
			A2	1963.04	C	17.4	17.3	1995.11	
			A3	1963.04	C	17.4	16.3	1995.11	
B	ボカスギ	富山県林業指導所	B1	1966.04	C	19.9	32.4	1995.11	
			B2	1966.04	C	19.8	38.0	1995.11	
			B3	1966.04	C	19.4	33.0	1995.11	
C	マアカ	放射線育種場	C1	1966.04	C	17.4	29.5	1995.11	
			C2	1966.04	C	17.5	31.0	1995.11	
			C8	1966.04	C	18.1	32.1	1995.11	
E	イトシロスギ	岐阜県	E1	1965.04	C	18.8	24.0	1995.11	
			E2	1965.04	C	19.5	24.0	1995.11	
			E3	1965.04	C	18.5	25.7	1995.11	
F	トウドウスギ	阿仁営林署 (秋田県)	F1	1965.03	S	20.7	28.7	1995.11	
			F2	1965.03	S	18.8	24.1	1995.11	
			F3	1965.03	S	19.6	24.3	1995.11	
H	ホンスギ	九州林木育種場	H1	1965.04	C	14.9	32.2	1995.11	
			H2	1965.04	C	17.1	29.5	1995.11	
			H3	1965.04	C	15.7	23.5?	1995.11	
J	アジガサワスギ	鱒ヶ沢営林署 (青森県)	J1	1465.03	C	17.9	24.8	1995.11	
			J2	1465.03	C	18.1	20.8	1995.11	
			J3	1465.03	C	20.9	32.5	1995.11	
K	クマスギ	長野営林局	K1	1963.04	C	20.4	29.4	1995.11	
			K2	1963.04	C	19.7	28.0	1995.11	
			K3	1963.04	C	18.2	25.3	1995.11	
L	イワオ	放射線育種場	L1	1966.04	C	19.2	32.0	1995.11	
			L2	1966.04	C	19.6	37.7	1995.11	
			L3	1966.04	C	18.1	28.8	1995.11	
M	ムラスギ	新発田営林署 (新潟県)	M1	1963.04	C	20.7	32.6	1995.11	
			M2	1963.04	C	16.9	23.1	1995.11	
			M3	1963.04	C	18.4	25.5	1995.11	
O	オキノヤマスギ	放射線育種場	O1	1966.04	C	15.7	19.5	1995.11	
			O2	1966.04	C	14.8	17.8	1995.11	
			O3	1966.04	C	11.6	14.0	1995.11	
P	ホンナスギ	山口営林署 (福島県)	P1	1963.04	C	17.9	27.0	1995.11	
			P2	1963.04	C	18.3	26.5	1995.11	
			P3	1963.04	C	17.7	23.8	1995.11	
R	ハチロウスギ	広島県立林業試験場 (関西林木育種場)	R1	1966.04	C	16.8	20.9	1995.11	
			R2	1966.04	C	18.7	32.4	1995.11	
			R3	1967.04	C	15.3	17.4	1995.11	
S	チリメンドサ	宮崎県林業指導講習所	S1	1966.04	C	17.3	24.0	1995.11	
			S2	1966.04	C	16.3	27.0	1995.11	
			S3	1966.04	C	16.1	23.6	1995.11	

表-2.3 水戸品種 供試木一覧 (2/2)

品種記号	品種名	品種導入元	個体番号	植栽年月	C/G/S *1	樹高 (m)	直径*2 (cm)	伐採年月	備考
T	タテヤマスギ	富山営林署 (富山県)	T1	1964.04	S	18.5	20.9	1995.11	
			T2	1964.04	S	19.7	25.9	1995.11	
			T3	1964.04	S	20.3	33.7	1995.11	
V	マスヤマスギ	放射線育種場	V1	1966.04	C	16.5	24.7	1995.11	
			V2	1966.04	C	17.2	23.6	1995.11	
			V3	1966.04	C	16.8	25.4	1995.11	
W	クモトオシ	九州林木育種場	W1	1963.04	C	20.4	25.6	1995.11	
			W2	1963.04	C	20.6	27.6	1995.11	
			W3	1963.04	C	20.4	27.1	1995.11	
Y	ヤブクグリ	九州林木育種場	Y1	1965.04	C	18.0	20.5	1995.11	
			Y2	1965.04	C	17.5	23.0	1995.11	
			Y3	1965.04	C	17.8	27.5	1995.11	
Z	マキノサキスギ	石巻営林署 (宮城県)	Z1	1964.04	S	20.1	27.2	1995.11	
			Z2	1964.04	S	19.8	23.0	1995.11	
			Z3	1964.04	S	18.9	19.4	1995.11	

\*1 増殖方法：C, さし木；G, つぎ木；S, 実生

\*2 地上高1.5m部位の直径

### 2.2.5 水戸クローン1

森林総合研究所材質研究室(現組織材質研究室)で採取し、保管しているデータの中から、水戸市林木育種センタースギ精英樹集植所(1963~66年に設定)より1991~94年に採取した563クローン1060個体のデータを抜き出して整理した(平川ら2003a, b)。1クローンあたり1~4個体の地上高1.8~2.3mから採取した小丸太を茨城県つくば市の森林総合研究所に運んで、髓を通る接線方向幅3cm, 軸方向高さ2~3cmのストリップを切り出し、さらに目視により、辺材、心材、白線帯に分割して、それぞれ生材含水率を測定した。髓を中心とする2方向を平均して、辺材・心材・白線帯別の個体データを求めた。なお、辺材含水率が140%を下回る個体についてはデータをすべて除外した(平川ら2003a, b)。最終的に取りまとめた個体数は、518クローン、945個体であるが、白線帯については、511クローン929個体である。

## 2.3 結果

### 2.3.1 胸高部位での含水率の放射方向分布

智頭クローン1を材料として、胸高部位での含水率の放射方向分布を調べた(中田・山田1994)。

図-2.1に結果の一部を示す。図中に辺材と心材の境界を示したが、髓からの距離により機械的に分割した測定用のブロックの体積の90%以上が心材色を呈しているものを心材とし、それ以外を辺材として扱った。よって白線帯を含むブロックはここでは辺材としたものがほとんどである。

辺材と心材の境界のすぐ外側の白線帯を含んでいたブロックの含水率は個体内で最も低い含水率(50~100%程度)を示す場合が多く、その外側の辺材の含水率は一般に高い値を示した(200~300%程度)。一方、心材の含水率は変動が大きく、心材としたブロックの含水率は37~305%の範囲にあり、平均値は122.1%、標準偏差は45.4%であった。また、心材平均含水率(心材としたブロックの個体ごとの平均の含水率)は58~181%の範囲にあり、平均値は120.4%、標準偏差は35.7%であった。

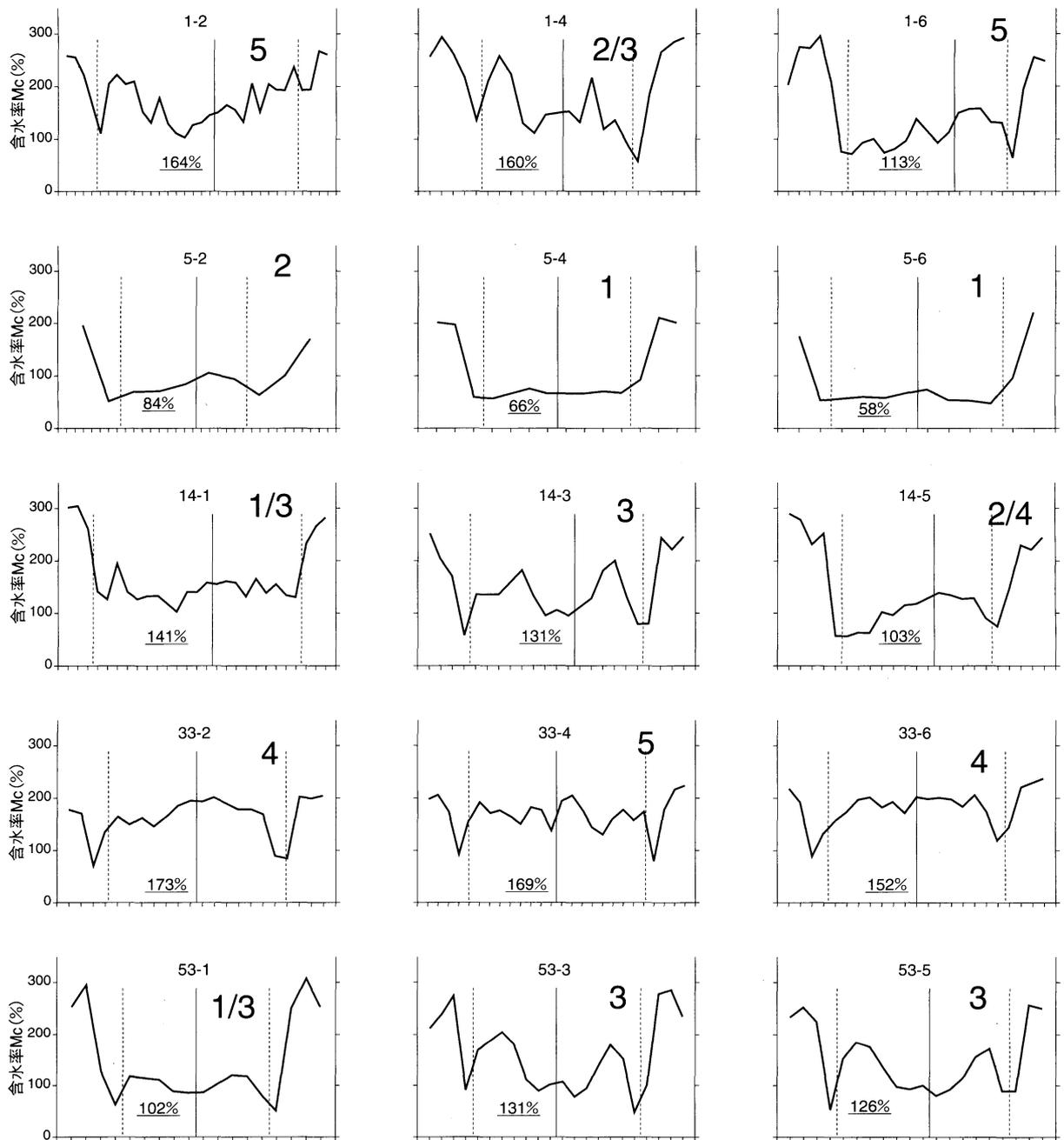


図-2.1 智頭クローン1の5クローン15個体についての生材含水率の個体内放射方向分布

各図の上部中央の数字はクローン番号とラメート番号，下部中央の数字は心材平均含水率 $Mc$ (%)，上部右寄りの太数字は含水率の放射方向分布パターンのタイプ番号，図中の垂直の実線は髓の位置を，破線は辺材と心材の境界を示す（智頭クローン1では白線帯は辺材に含まれる）。

心材中での含水率の放射方向分布パターンは大きな変動を示した。一般的に、分布パターンは髄を中心として対称的であったが、南北で異なる分布パターンを示した場合も認められた。心材中での含水率の分布パターンを以下の定義によって5つに大別した(図-2.2)。

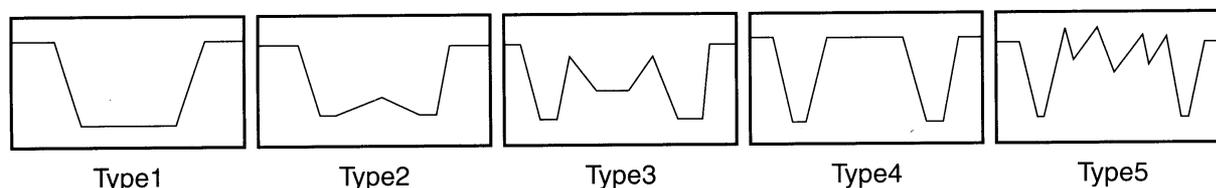


図-2.2 生材含水率の個体内放射方向の分布パターンのタイプ

- Type 1 心材中で含水率が一樣に低い(図-2.1の5-4)
- Type 2 全体的には含水率が低いが髄付近で含水率が高い(図-2.1の5-2)
- Type 3 心材の外側で含水率が高く、内側で低い(図-2.1の53-3)
- Type 4 心材中で含水率が一樣に高い(図-2.1の33-6)
- Type 5 一定の傾向を示さず、心材中で含水率の変異が大きい、あるいは南北の二方向で分布パターンが大きく異なる(図-2.1の1-2)

このタイプの定義は、三輪(1983)の三つのタイプ(本研究でのType 1, 2, 4にほぼ相当する)、亀井・津島(1988)によって付け加えられたもう一つのタイプ(本研究でのType 3にほぼ相当する)に基づいて、本研究でのType 5を付け加えたものである。藤澤ら(1989)は三輪(1983)の三つのタイプに加えて、心材の外側と髄付近で含水率が高かつその間でやや低いタイプを報告しているが、本研究では、これをType 2とType 3の複合パターンとする。

タイプの定義に従い、各供試木のデータにタイプ番号を付与した(図-2.1)。複数のタイプの中間的なパターンを示す個体や複数のタイプが組み合わさったパターンを示す個体があったので、これらに対してはたとえばType 2とType 3の複合パターンの場合は2/3というタイプ番号をつけた。タイプを定義してあてはめることは可能ではあるものの、タイプ間の中間的なパターンが多く、タイプのあてはめはやや難しかった(注:本論文では、タイプのあてはめの再検討を行った結果、中田・山田1994とはタイプ番号のあてはめが若干異なっている)。

図-2.1に示したとおり、同一クローンでは心材の含水率分布は似ていた。図-2.1に示した5クローンのうち4クローンでは、クローンあたり3個体のうち2個体が同じタイプに分類された。別のタイプに分類された場合でも分布パターンは似ている場合が多く認められた。心材平均含水率もクローン内のラメート間では同じような値をとることが多く、クローンを要因とした分散分析の結果、クローン間に有意差が認められた( $P < 0.01$ )。

### 2.3.2 辺材・心材・白線帯別の平均の含水率の樹高方向での変化

水戸品種を材料として、辺材・心材・白線帯別の平均含水率の樹高方向での地上高による変化を調べた(中田ら1998)。

図-2.3~2.5に、結果の一部を示す。辺材では、 $Mc$ が地上高によってかなり変化する場合が見られたが、 $Ms$ は90%以上の値をとることが多く、樹高方向での変化は小さかった(図-2.3)。ところが、心材では $Mc$ および $Ms$ の両方で大きな変化を示す場合が多く認められた(図-2.4)。白線帯での含水率の変化は不規則な場合が多く、個体間に共通するような一定の傾向は認められなかった(図-2.5)。 $Mc$ と $Ms$ の変化パターンを比較すると辺材と心材および白線帯では特徴が異なっていた。辺材では同じようなパターンを示す場合(図-2.3のJ3)も見られたが、全然違う場合(図-2.3のC8)も認められた。心材および白線帯では同じパターンを示す場合が多く認められた。

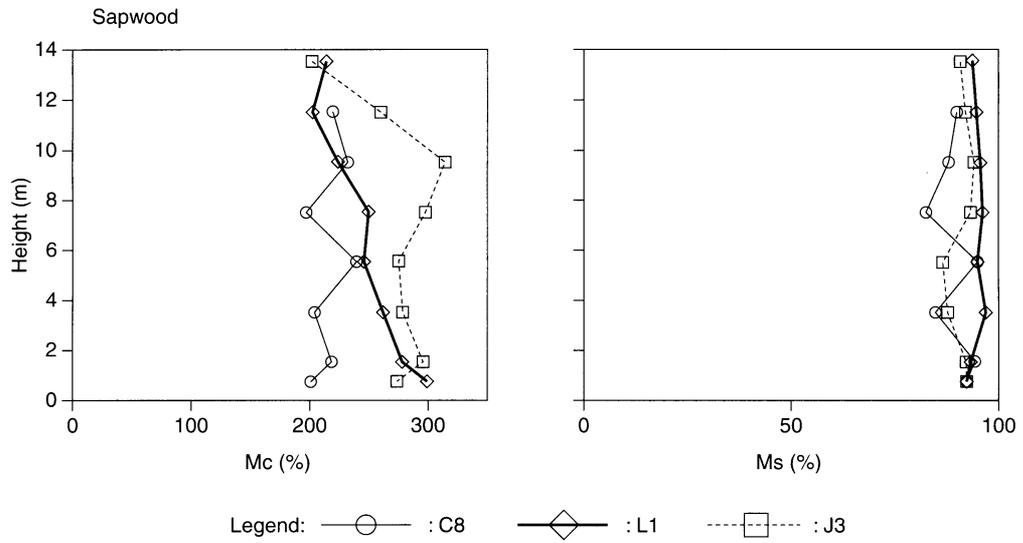


図-2.3 水戸品種3個体の辺材平均含水率の樹高方向での変化  
 $Mc$ と $Ms$ の2種類の含水率を用いた。

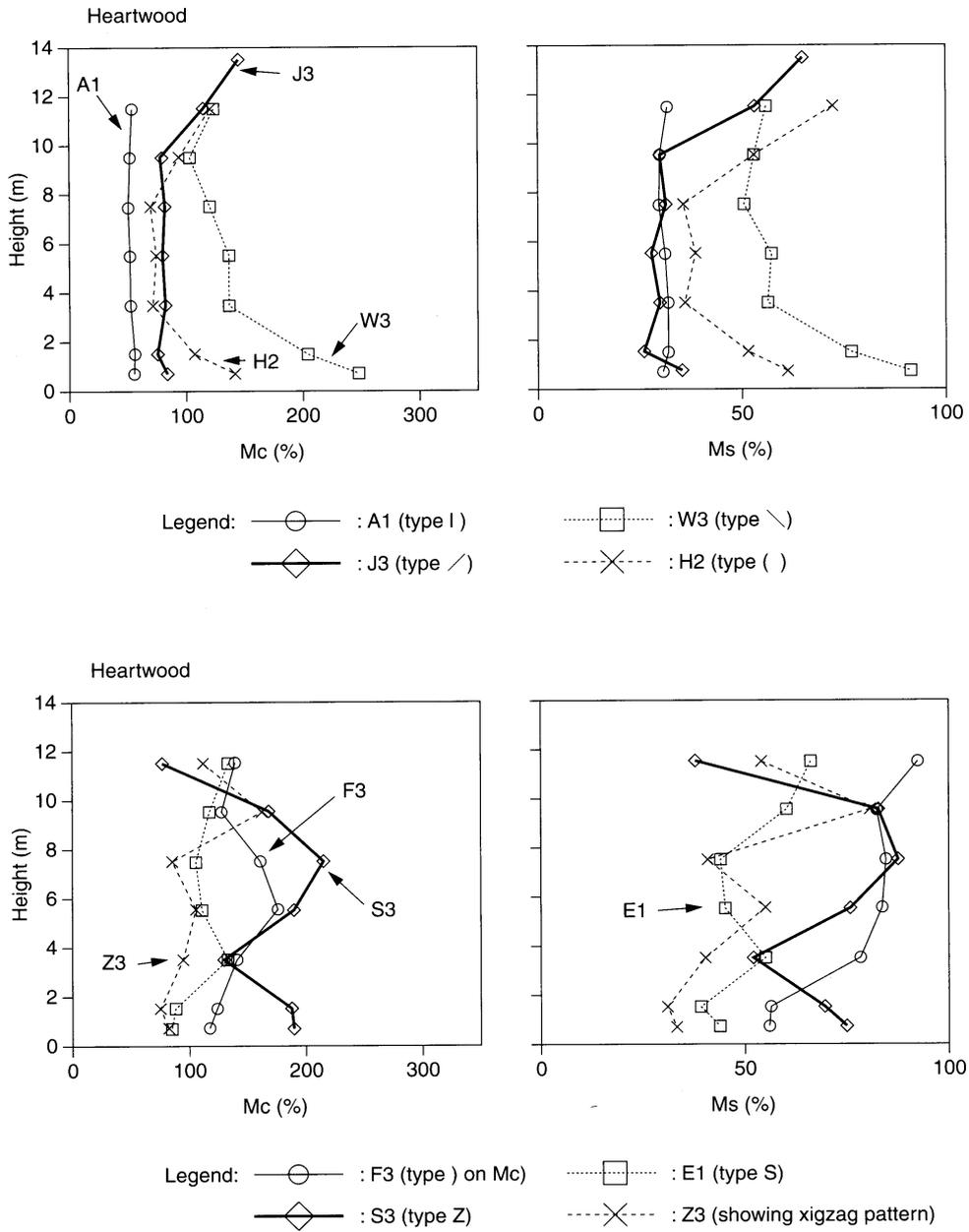


図-2.4 水戸品種8個体の心材平均含水率の樹高方向での変化  
 McとMsの2種類の含水率を用いた。

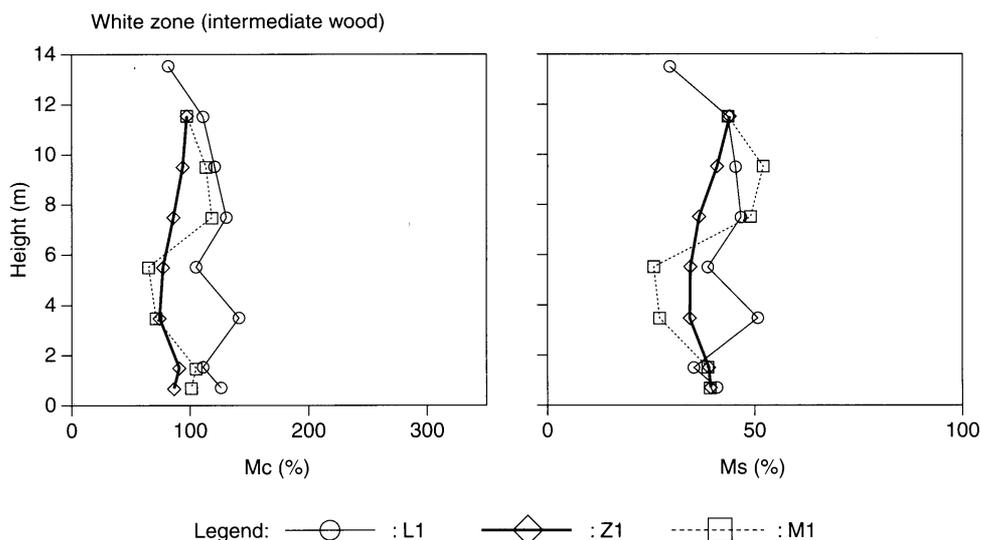


図-2.5 水戸品種3個体の白線帯平均含水率の樹高方向での変化  
McとMsの2種類の含水率を用いた。

心材でのMcおよびMsの樹高方向での変化パターンは様々なものが見られた。たとえば、図-2.4のA1はどの地上高でも一様に含水率が低く、McもMsも直線的で変化が少なかった。一方、図-2.4のS3は樹幹最下部で含水率が高いが、地上高4 m付近ではやや低くなり、次いで6~8 m付近では上昇し、さらに上部では再び下降するという複雑な変化パターンを示した。全ての供試個体それぞれのMcおよびMsの変化パターンを検討した結果、心材の樹高方向変化のパターンを以下の定義に従って7つにタイプ分けした(図-2.6)。図-2.4のようにプロットした際に、含水率の変化パターンがそれぞれのタイプの記号のように見えることより、それぞれのタイプを名付けた。

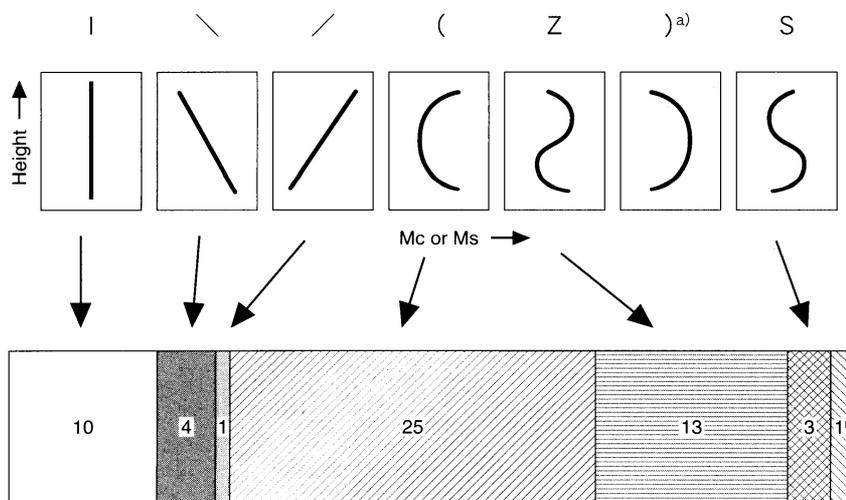


図-2.6 心材平均含水率の個体内樹高方向変化パターンのタイプおよびその水戸品種における頻度  
棒グラフ中の数字は57個体における頻度(個体数)。a): 個体のタイプとしてのType)は本研究では認められなかった。b): 1個体は個体内樹高方向での変動が大きく、ジグザグパターンを示した。

Type	樹幹内の樹高方向で平均含水率に大きな変化がないもの (図-2.4のA1)
Type /	樹幹下部で含水率が低く、高さが高くなるに従って含水率が高くなるもの (図-2.4のJ3)
Type \	Type / の反対で樹幹下部で含水率が高く、高さが高くなるに従って含水率が低くなるもの (図-2.4のW3)
Type (	樹幹下部で含水率が高く、高さが高くなるに従って含水率が下がるが、樹幹上部で再び上昇するもの (図-2.4のH2)
Type Z	Type ( のさらに上部の円盤では含水率が低くなるもの (図-2.4のS3)
Type )	Type ( の逆で、樹幹中央部のみ含水率が高く、樹幹下部と上部で低いもの (図-2.4のMc におけるF3)
Type S	Type ) のさらに上部の円盤では含水率が高くなるもの (図-2.4のE1)

心材平均含水率の樹高方向変化パターンのタイプがMcとMsで異なる個体が少数存在した (図-2.4のF3)。Type )はMcでは認められたものの、Msでは認められなかった。一般に、品種内個体間では同じようなタイプに分類できる場合が多かったが、違うタイプになる場合も存在した。個体ごとにMcとMsの変化パターンを総合して個体ごとのタイプを決定した。1個体についてはジグザグに変化するパターンを示した (図-2.4のZ3) ので、タイプのあてはめを行わなかった。図-2.6に、水戸品種57個体それぞれをタイプ分類した結果の頻度分布を示す。水戸品種ではType ( が多く認められた。

アヤスギ、クマスギ、オキノヤマスギ、ホンナスギ、ヤブクグリでは、各品種あたり供試した3個体中3個体が同じ変化パターンのタイプを示した。ただし、ホンナスギではタイプは同じであっても含水率の値が大きく異なっていた。トウドウスギでは3個体とも明らかに異なったタイプを示した。残りの品種では3個体中2個体で同じタイプを示したが、1個体は他の個体と違うタイプに分類された。19品種中6品種で供試3個体中3個体が、12品種で3個体中2個体が同じタイプに分類されたことより、心材平均含水率の樹高方向の変化のパターンは品種内個体間では似ていると結論した。

### 2.3.3 含水率の放射方向分布の樹高方向での変化

智頭クローン2を材料に含水率の放射方向分布が樹高方向でどのように変化しているかを調べた。図-2.7に、2クローン6個体の試料採取高別のブロックごとのMcの放射方向分布を示す。図に示したとおり、放射方向分布は地上高によって異なっており、地上高間に一般に類似性は認められなかった。一方、東西南北4方向では、一般に同じような放射方向分布パターンを示した。これに加えて、本章2-3-1では南北二方向で同じような分布パターンを示すことが多いことより、心材での含水率の水平面上での分布パターンを考察すると、髓を中心とした円状またはリング状の対称形である場合が多いと考えられた。

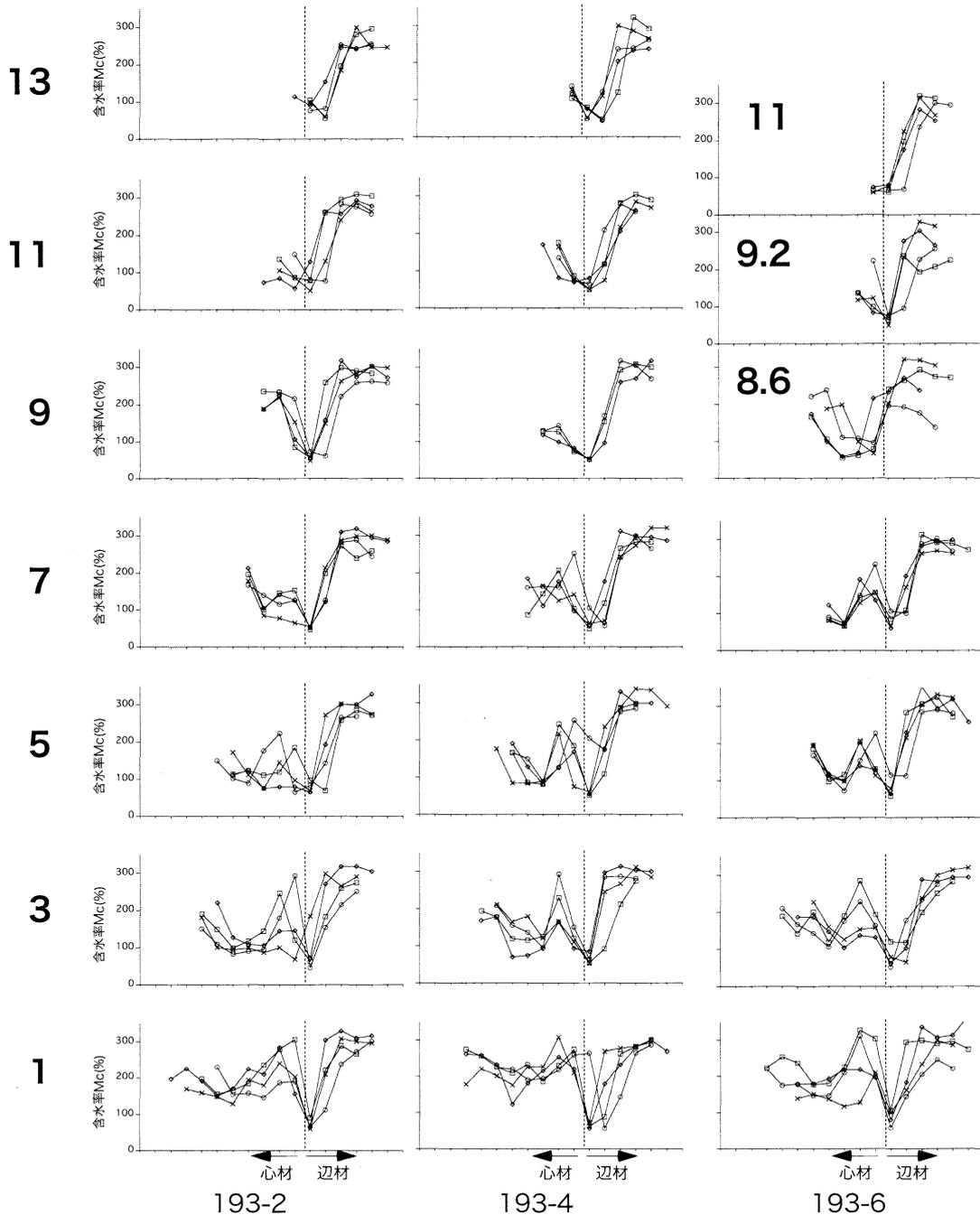


図-2.7a 智頭クローン2のクローン193の3個体の生材含水率の放射方向分布の地上高による変異  
 垂直の波線は辺材と心材の境界を示す（図中では白線帯は辺材に含まれる）。図左側の数字は地上高（m）。  
 193-6は地上高9.3 mで二又になっていたため、他の個体とは採取高が異なる。辺材と心材の境界を同一地上  
 高ならびに地上高間でそろえて示した。左側が髓方向，右側が樹皮方向。

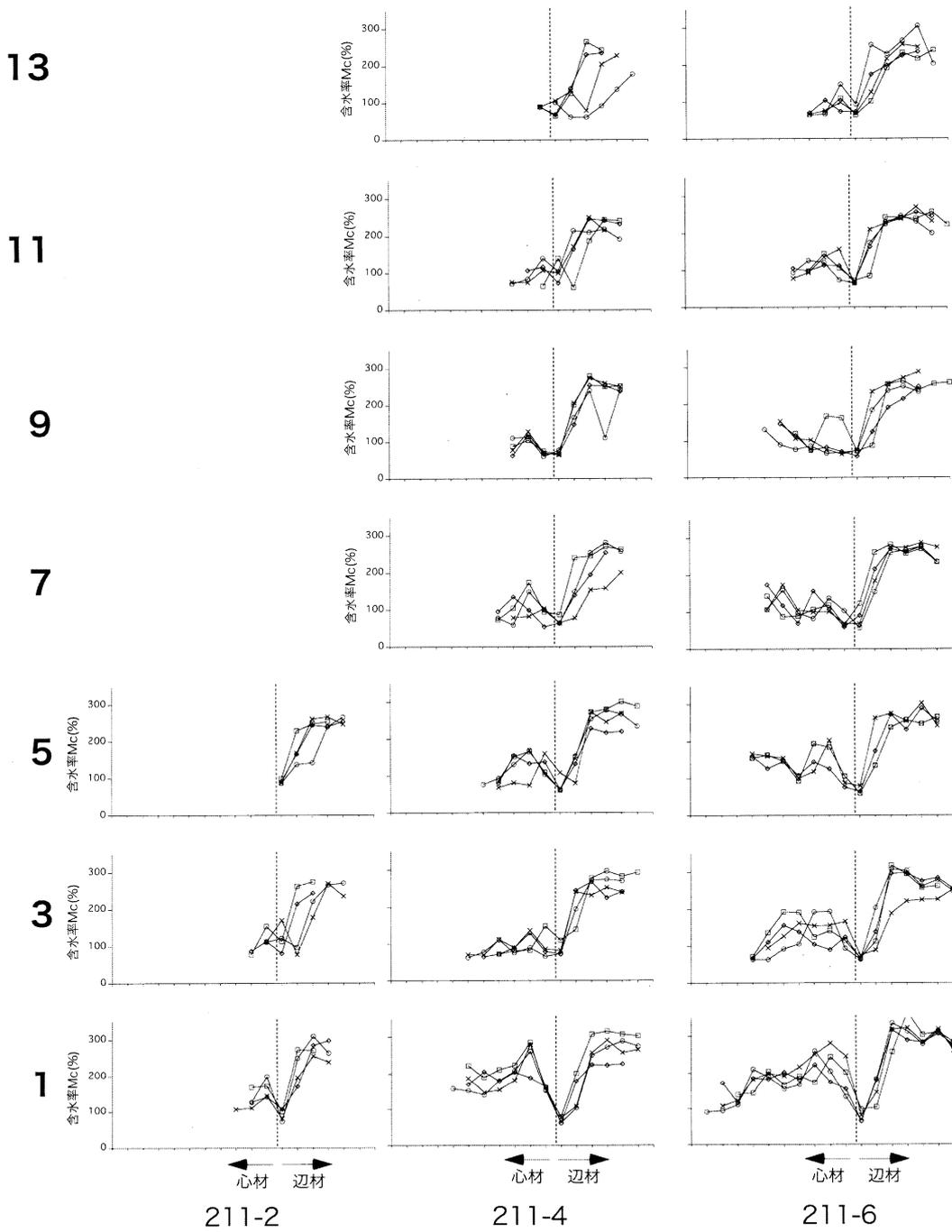


図-2.7b 智頭クローン2のクローン211の3個体の生材含水率の放射方向分布の地上高による変異  
 垂直の波線は辺材と心材の境界を示す（図中では白線帯は辺材に含まれる）。図左側の数字は地上高（m）。  
 辺材と心材の境界を同一地上高ならびに地上高間でそろえて示した。左側が髓方向，右側が樹皮方向。

#### 2.3.4 含水率の頻度分布

表-2.4に、智頭クローン2の2クローン6個体について、個体ごと、クローンごと、さらに全個体をあわせた辺材・心材・白線帯別の含水率の統計値を示す。また、図-2.8に、智頭クローン2の1クローン3個体について全供試ブロックの生材含水率の頻度分布を示す。ここでの1データは1個のブロックのデータである。なお、表-2.4と図-2.8では白線帯を含むブロックは白線帯としてデータを示している。スギ樹幹を小さいブロックに分割して含水率を測定すると、そのブロックの採取位置により含水率は大きく異なっていた。辺材と白線帯ではおのおの程度の幅の変動が認められるが、その変動は比較的小さかった。一方、心材では大きい変動が認められた。クローン内の3ラメート間の頻度分布パターンは似ていて、ラメート間の違いよりもクローン間の違いの方が大きかった。

表-2.5と図-2.9に、水戸品種全57個体をあわせた供試円盤ごとの辺材・心材・白線帯別の $Mc$ と $Ms$ それぞれの統計値と頻度分布を示す。ここでの1データは辺材・心材・白線帯ごとの1円盤(すなわち採取高が異なる)の平均含水率である。図-2.9で特徴的なのは、 $Mc$ では辺材と心材で変動の大きさはあまり変わらないのに対して、 $Ms$ では辺材の変動は小さいが心材では非常に大きな変動を示すことである。辺材の $Mc$ 、心材の $Mc$ と $Ms$ は正規分布に近いが、辺材では図の右よりに、心材では左よりにピークをもつ頻度分布を示した。辺材の $Ms$ は図の右にピークを持ち、変動が小さく、正規分布ではない頻度分布を示した。白線帯は $Mc$ でも $Ms$ でも変動が小さく、頻度分布は正規分布に近いものであった。

表-2.6と図-2.10に、水戸クローン1を材料とした心材、辺材、白線帯別の平均含水率の統計値と頻度分布を示す(平川ら 2003a, b)。ここでの1データは樹幹下部から採取した1個体の辺材・心材・白線帯それぞれの平均含水率のデータである。ここでは、水戸品種の $Mc$ で認められたのと同じ頻度分布パターンが観察された。しかし、 $Mc$ の平均値は水戸品種よりも辺材と心材で高く、かつ変動も大きかった。

#### 2.3.5 密度と生材含水率の関係

水戸品種を材料として、辺材・心材・白線帯別に、容積密度と含水率の関係を調べた(中田ら 1998)。

図-2.11にその結果を示す。辺材では容積密度と生材含水率には反比例関係が認められた(容積密度と生材含水率の逆数の相関係数は $r = 0.941$ ,  $p < 0.01$ )。図-2.11の矢印(図-2.9の矢印はこの2個体に相当する)はこの反比例関係から逸脱するデータであったが、この個体では髄をはさんで対向する2方向それぞれの辺材含水率が大きく異なっており、片方の含水率は他の個体と変わらないのに対して、もう片方の含水率は非常に低い値を示した。心材と白線帯では容積密度と生材含水率に有意な相関関係は認められた(容積密度と生材含水率の逆数の相関係数は、心材と白線帯でそれぞれ $r = -0.327$ ,  $r = -0.444$ ,  $p < 0.01$ )が、その相関係数は低く、また、特に心材では大きな変動が認められた。

表-2.4 智頭クローン2の2クローンにおける試料ブロック毎の生材含水率の個体内変異

クローン 番号	ラメート 番号	含水率(Mc,%)																			
		全体					辺材					心材					白線帯				
		測定数	平均値	標準偏差	最大値	最小値	測定数	平均値	標準偏差	最大値	最小値	測定数	平均値	標準偏差	最大値	最小値	測定数	平均値	標準偏差	最大値	最小値
193	2	255	186.8	85.1	330.5	45.1	90	278.0	28.0	330.5	196.6	114	149.8	56.3	307.0	57.1	51	108.7	62.5	304.9	45.1
	4	256	186.9	86.9	338.6	42.3	85	281.1	28.4	338.6	206.9	117	159.2	59.9	309.2	67.5	54	98.8	58.2	271.1	42.3
	6	296	188.2	85.9	364.5	48.6	110	273.4	44.2	364.5	137.4	119	153.7	57.3	327.0	55.5	67	109.5	58.0	240.3	48.6
	3個体	807	187.3	85.9	364.5	42.3	285	277.1	35.3	364.5	137.4	350	154.3	57.8	327.0	55.5	172	105.9	59.3	304.9	42.3
211	2	65	184.0	72.9	310.0	73.1	31	251.5	30.8	310.0	142.6	15	130.1	33.1	200.0	77.8	19	116.3	36.7	177.9	73.1
	4	245	162.2	77.7	315.3	53.7	87	245.3	39.6	315.3	78.5	102	119.9	51.6	284.9	53.7	56	110.1	49.5	256.6	60.4
	6	378	173.5	77.6	365.4	55.7	150	251.6	38.0	365.4	124.4	168	128.0	47.6	280.4	59.8	60	105.8	48.8	256.9	55.7
	3個体	688	170.5	77.4	365.4	53.7	268	249.5	37.8	365.4	78.5	285	125.2	48.5	284.9	53.7	135	109.1	47.4	256.9	55.7
2クローン	6個体	1495	179.6	82.5	365.4	42.3	553	263.7	39.0	365.4	78.5	635	141.2	55.7	327.0	53.7	307	107.3	54.3	304.9	42.3

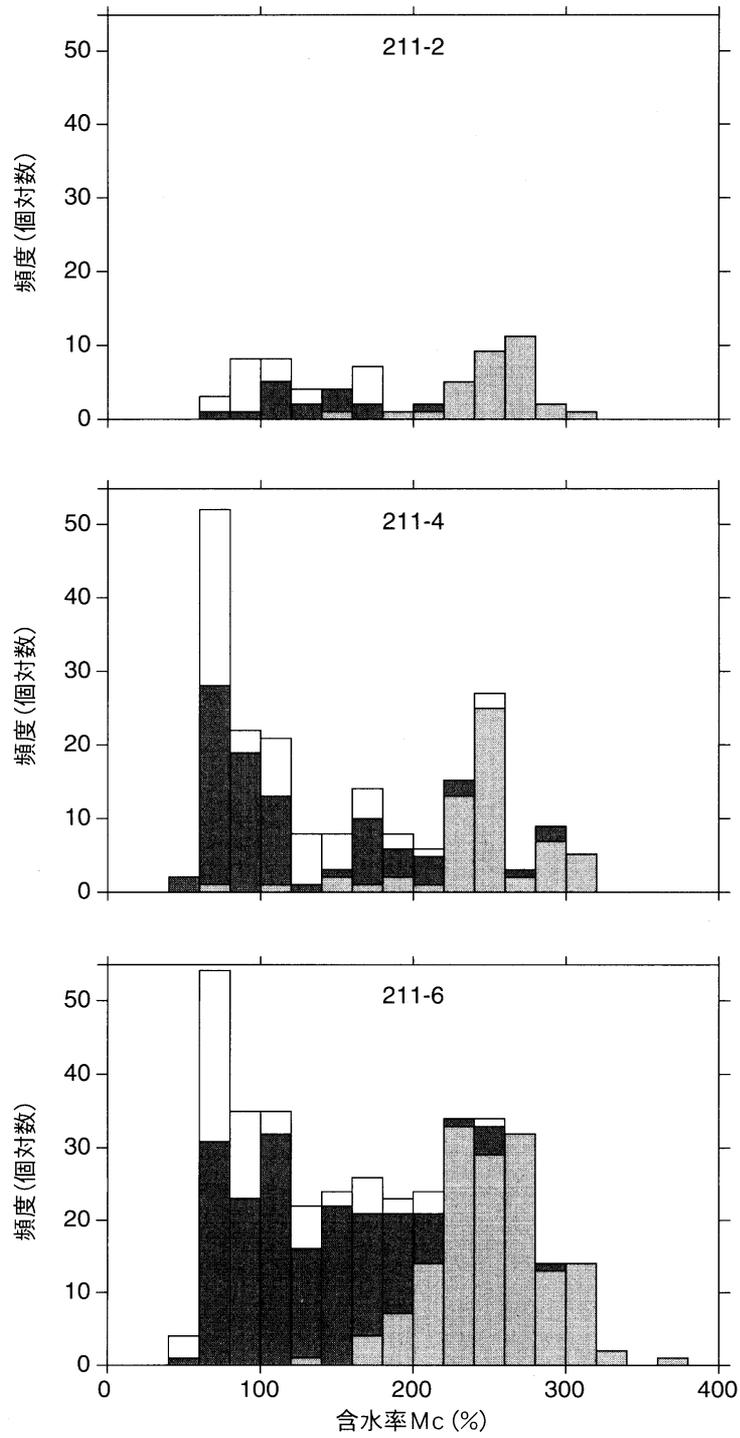


図-2.8 智頭クローンのクローン211の3個体それぞれの全供試ブロックの生材含水率の頻度分布  
 薄い塗りつぶし: 辺材, 濃い塗りつぶし: 心材, 白抜き: 白線帯。

表-2.5 水戸品種における円盤毎の生材含水率 ( $Mc$ と $Ms$ ) の個体内および個体間変異

$Mc$ (%)					
	例数	平均	標準偏差	最大値	最小値
辺材	393	217.0	39.5	334.4	95.9
心材	393	106.9	39.0	253.5	46.2
白線帯	393	95.7	20.0	183.0	52.2

$Ms$ (%)					
	例数	平均	標準偏差	最大値	最小値
辺材	393	90.4	5.0	98.3	59.1
心材	393	48.5	16.6	94.6	19.9
白線帯	393	37.7	7.6	76.4	23.3

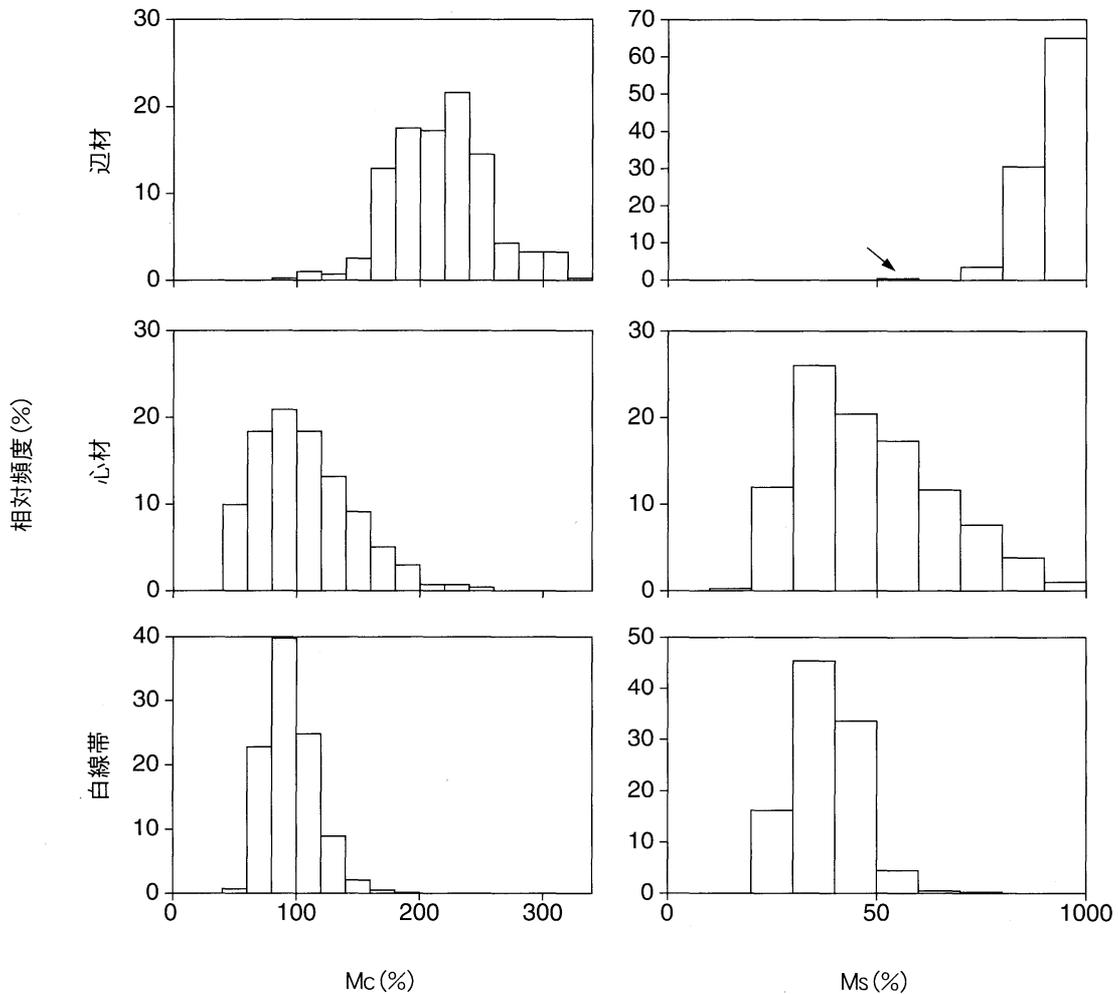


図-2.9 水戸品種の供試円盤毎の辺材・心材・白線帯それぞれの平均含水率の頻度分布  $Mc$ と $Ms$ の2種類の含水率を用いた。辺材の $Ms$ での矢印は辺材の $Ms$ が60%以下であった円盤 (2個体) が含まれる階級を示す。

表-2.6 水戸クローン1における地上高2m付近の生材含水率の個体間変異

Mc (%)					
	例数	平均	標準偏差	最大値	最小値
辺材	945	230.2	40.9	351.0	140.9
心材	945	136.8	47.5	283.9	41.0
白線帯	929	80.6	21.1	249.9	43.6

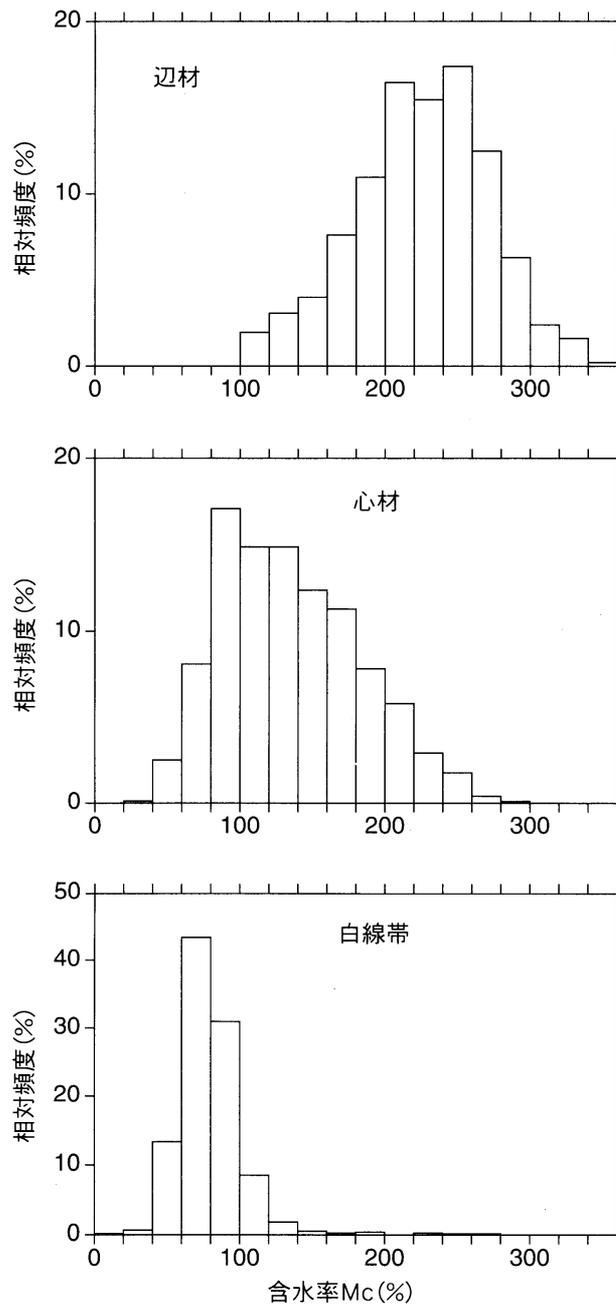


図-2.10 水戸クローン1での辺材・心材・白線帯それぞれの平均含水率の頻度分布

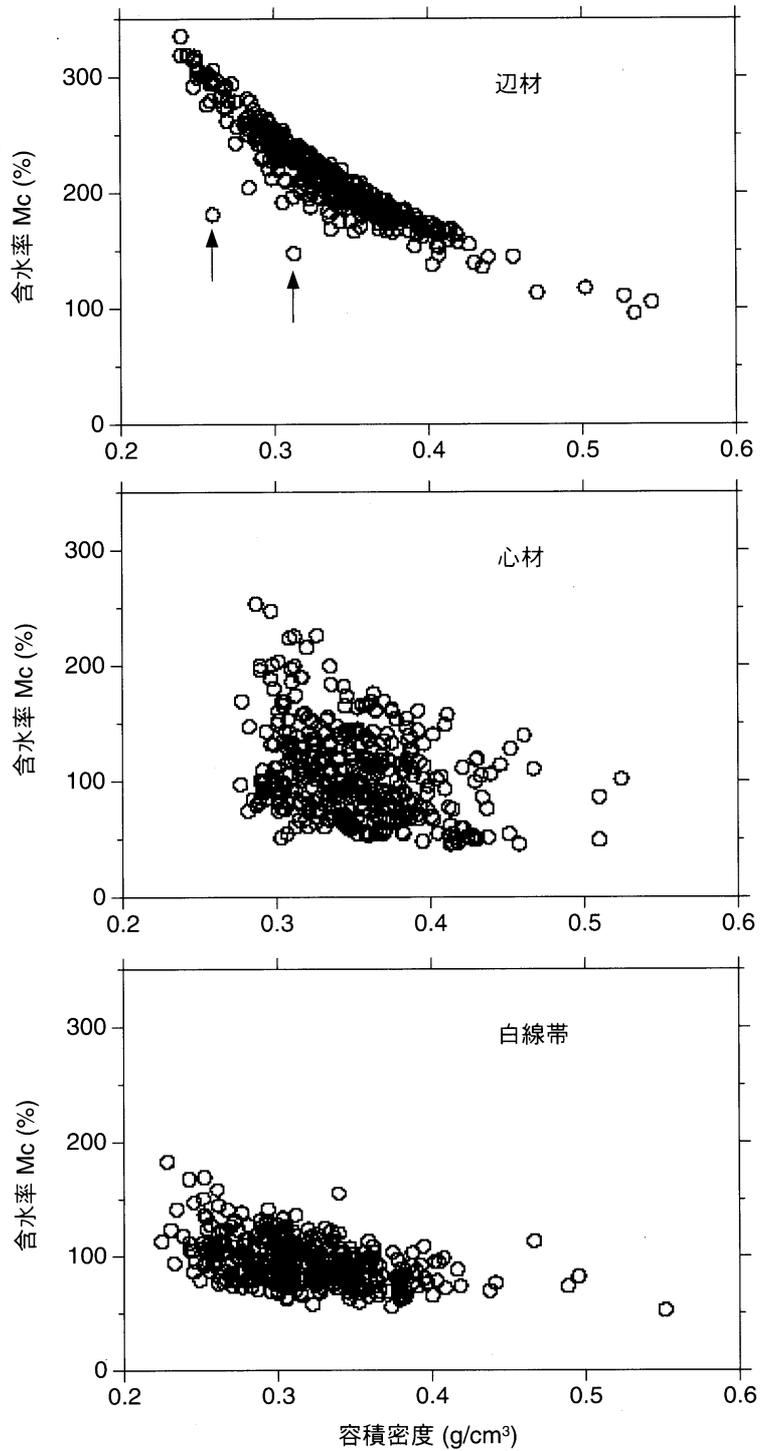


図-2.11 水戸品種の供試円盤毎の辺材・心材・白線帯それぞれの平均密度と平均含水率の関係  
 辺材での矢印はMsが60%以下であった円盤（2個体）を示す。

### 2.3.6 辺材・心材・白線帯の含水率の相互関係

図-2.12に、水戸品種を材料として、辺材・心材・白線帯の含水率 ( $Mc$ および $Ms$ ) の関係を示す。辺材と心材の $Ms$ を除いて統計的に有意な相関関係が認められたが、その相関関係は弱いものであった。すなわち、たとえば、辺材の含水率が高いものは心材の含水率も高いということではなく、辺材・心材・白線帯間の含水率相互関係をもって心材含水率の個体間のバラツキを説明することはできなかった。

## 2.4 考察

スギ個体内のいろいろな部位から採取したブロックの含水率 $Mc$ は変動が大きく(表-2.4)、一個体内での含水率の範囲は最大45~331%(供試木193-2)、その個体内での標準偏差は72~87%であった。辺材の含水率の変動は、一個体内での含水率の範囲は最大124~365%(供試木211-6)、個体内の標準偏差で28~44%であった。心材では、一個体内で範囲は最大54~285%(供試木211-4)、個体内の標準偏差で33~57%であった。この結果より、辺材と心材では含水率が異なっており、平均値では、含水率は辺材の方が心材より高い値を示した。よって、個体内の含水率のバラツキは辺材と心材を分けて考えることで減少する。しかしながら、個々の試料ブロックごとに考えると、辺材ブロックより心材ブロックの方が高い含水率を示す場合が認められた。また、辺材内部の個体内部位間でのバラツキよりも心材内部の部位間でのバラツキの方が大きいことが認められた。

57個体の供試木のさまざまな地上高より採取した円盤ごとの心材平均含水率も変動が大きく、その範囲は46~254%であった(表-2.5)。スギ個体間の一定部位(地上高1.8~2.3 m)について多くの個体を調べたところ、その心材平均含水率の範囲は41~284%であった(表-2.6)。

以上の結果より、スギの心材含水率は個体によっても個体内の部位によっても大きく異なっている、という結論が得られる。この含水率の範囲のうち、下限値は繊維飽和点をやや上回るくらいであり、上限値はその試料の含みうる水分の最大値に近い値を示した(本章2-3-4および表-2.5で心材の $Ms$ の最大値は95%である)。すなわち、スギの心材含水率は生材含水率として取りうるほぼ全ての範囲に及んでいた。表-2.4, 2.5, 2.6に心材含水率のバラツキをまとめた。おのおのの表に示されているデータのスケールはブロック間、個体内の試料採取高間、個体間と様々であるが、得られた含水率の範囲は類似している。それぞれの表のデータを採取した個体はそれぞれ同じ場所に生育していた。このことは、ある程度の量のスギ丸太を伐採直後にある程度の量まとめて製材したとき、その製材品の含水率の変異が非常に大きいことを意味する。

本研究で採取したデータ(表-2.4, 2.5, 2.6)から、「スギの心材含水率の平均値」を求めると、110~140%とすることができる。平川ら(2004)は、本論文の表-2.6のデータに加えて、数多くの既報からのデータを取りまとめて、スギの心材含水率の平均値を120~140%とした。本論文の表-2.4, 2.5, 2.6あるいは平川ら(2004)の第1表によって明らかとなり、測定対象としたスギの集団、あるいは試料採取法などによって、その平均値は若干異なるが、上述の平均値はスギの心材含水率の平均値としておおむね妥当であろう。しかしながら、心材含水率の範囲はその取りうるほぼ全範囲におよび、変動が非常に大きいため、平均値そのものには平均値としての価値しかなく、スギの含水率がどのくらいかという問いにはその変異の大きさを示さなくては答えることができない。

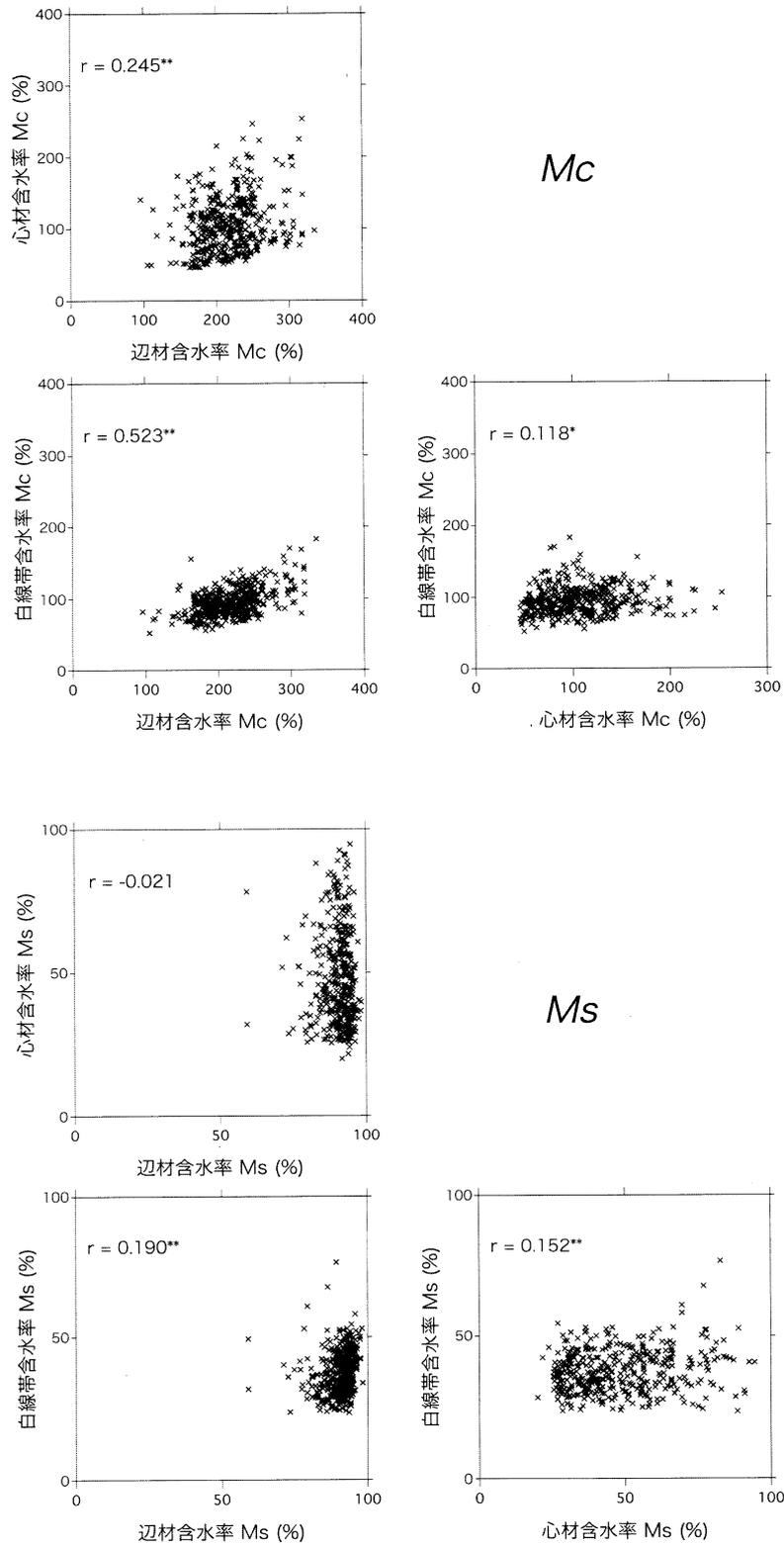


図-2.12 水戸品種における辺材・心材・白線帯の含水率の相互関係  
 n=393, rは相関係数を表す。\*\*は $p < 0.01$ , \*は $p < 0.05$ , 無印は $p > 0.05$ を示す。

スギの心材含水率はその変動が非常に大きいのみならず、個体間あるいは個体内部位間でのバラツキをうまく説明できるような特定の変動パターンが存在しなかった。スギでは個体内で、1) ブロック毎の含水率が胸高部位の放射方向で(本章2-3-1)、2) 高さ別にとった円盤の心材平均含水率が樹高方向で(本章2-3-2)、3) 高さ毎の放射方向の含水率分布パターンが樹高方向で(本章2-3-3)、それぞれ様々に変化し、どの個体でも共通する一般的な個体内水分分布パターンは認められなかった。

個体内の心材中の部位間で大きく含水率が変動するという事は、実際のスギ材の利用上を考えると製材した個々の製材品の1本1本で、仮にすべて心材のみであったとしても、その含水率はバラバラであり、また1本1本の製材品の中にも含水率のバラツキが存在するということ意味する。多くのスギ心材含水率の変異に関する研究は、主として胸高部位の心材平均含水率をもって個体を代表させているが、実際には同じ心材平均含水率であっても心材内部でのバラツキには様々なものが存在する。たとえば、図-2.1の1-4と33-4はほぼ同様の心材平均含水率を示したが、含水率の放射方向分布パターンは大きく異なって(33-4はほぼ一様な含水率分布であるのに対して1-4は局部的に高い含水率の部分がある)おり、これら2個体を同じ水分分布のものとして扱うことは適当ではない。含水率の放射方向分布パターンについては、三輪(1983)なども既に行っている様にいくつかのタイプに分類できる。本研究では過去のタイプ分けに基づいて、それらをさらに整理した上で、5つの基本タイプを定義した。この5つの基本タイプとそのコンビネーションで、ほとんどの場合、放射方向分布パターンを記述することが可能である。

本研究の結果、スギ個体内の放射方向および樹高方向での心材含水率の変動には、どの個体にも共通する一定の傾向がないことが明らかとなった。過去の研究の多くで行われているような胸高部付近の心材の平均の含水率をもって個体の代表値とすることは、一般には、適当ではないと結論できる。

木材の細胞壁に結合している結合水が飽和した時の含水率、すなわち繊維飽和点は約28%であることが知られている(渡辺1978, 伏谷ら1985)。本研究のデータから、また既往の研究(たとえば、矢沢1964)から、生材含水率は常に30%以上の値をとると考えられる。一方、上限値としては本章2-3-5のデータおよび既報(三輪1991)から飽水状態を若干下回る程度であると考えられる。よって、生材状態の樹木木部がとりうる生材含水率の値は、繊維飽和点を少し超える程度から飽水状態を若干下回る程度までであり、すなわち自由水が木材の細胞壁外の空隙をどの程度まで埋めることができるかということで含水率が決定されている。

本章2-3-4で明らかにしたとおり、辺材の含水率は $M_s$ で90%以上であり、通常は飽水状態よりやや低い含水率をとることが判明した。図-2.11より、辺材の容積密度と $M_c$ は反比例関係にある。辺材の $M_c$ の変動は辺材の密度の変動に依存すると考えられる。すなわち、辺材ではその部位が保持することができる最大限に近い水が存在していると考えられる。針葉樹の木部を構成する細胞のうち仮道管は90%以上を占める(平井1962)。仮道管の機能は樹体の支持と水分通導であり、染料注入実験(Vité & Rudinsky 1959, Kozłowski & Winget 1963)などから辺材のほぼ全域で水分通導が行われていると考えられることより、水分通導に備えてほとんどの仮道管は飽水状態を保っているのではないかと考えられる。また、仮道管内腔中の水を可視化できるCryo-SEMを用いた研究でも、針葉樹辺材の大多数の仮道管は水で満たされていることがわかっている(Utsumi *et al.* 2003, 永井ら2004)。細胞壁密度がほぼ一定(渡辺1978, 伏谷ら1985)であるため、木材の密度は材中の空隙率に依存する。針葉樹の木材中の空隙は主として仮道管内腔であるため、結果として密度と辺材の $M_c$ は密接に関係することになる。ここで、本研究での辺材の $M_s$ の最小値は59.1%を示したが、これはこの個体のこの供試高さの

辺材サンプル2個のうち1個の値が極端に低いというものであった。何らかの理由で辺材の脱水が起こり、このようなデータが得られたものと結論できる。この理由としては、たとえば傷害によって辺材部が乾燥したことが考えられる。成長錐を採取した場合、その周辺では極端に含水率が下がることが知られている(たとえば矢沢ら1967)。よって、辺材の含水率は飽水状態をやや下回るくらいで、その変動は主として密度の変動に起因するということが明らかになった。 $M_s$ が100%とならない理由については第三章で議論する。

心材では、繊維飽和点よりやや高い含水率、すなわち細胞壁は結合水で飽和状態にあって、細胞内腔に少しだけ自由水が存在するという状態から、ほぼ飽水状態に近い水分状態まで、幅広い水分状態に相当する含水率が観察された。生きている樹木、特にスギでは上述したとおり辺材はほぼ飽水状態にあり、心材もかつては飽水状態に近い辺材であった履歴をもつため、その細胞壁は繊維飽和点以下の含水率にはなりにくいと考えられる。また、生立木において飽水状態以上に木材が水を含むことはないであろうと考えられる。すなわち、観察されたスギの心材では、その含水率の範囲は、生立木で考えられる範囲のほとんどである。以上のように、木材中の空隙の量を基準に考えた時にとりうる範囲のすべてをもつスギの心材の水分状態であるが、さらに密度の変動が加わることにより、乾重ベースの含水率( $M_c$ )の変動はさらに大きくなる。これは密度によってとりうる最大含水率が変化するので、同じように飽水状態になっている木材でも $M_c$ としては大きく変動するためである。

白線帯の含水率に関しては、平均すれば辺材および心材の両方より含水率が低く、変動も辺材および心材に比べて小さい値を示した。しかし、辺材と心材に関しては上記のような考察を行ったが、白線帯の含水率に関しては含水率の測定ではあまり明確なことはいえない。白線帯の定義は「辺材と心材の間にある生材状態で白く見える部分」(第一章)であり、多くの針葉樹でははっきりと認識できる(本論文の第四章参照)。ところが、白線帯と辺材の境界を厳密に決定するのは実際には困難である。Nobuchi *et al.* (1982, 1985, 1987), Nobuchi & Harada (1983)によれば、白線帯では、辺材側から心材側にむけて放射柔細胞の生存率が徐々に低下し、また、含水率の低下も段階的である。白線帯とは辺材が心材化する際の移行材部であり、水分分布で考察すると年輪の一部から水が消失し、それが年輪全体に拡大していき、その拡大が一定の量に達した時に肉眼で白線帯としての認識が可能になると考えられる。この点に関しては第三章でも考察する。このように考えると、厳密な白線帯と辺材境界の決定が難しいことは納得できる。一方、心材と白線帯の境界は心材色の存在で決定するようにすれば辺材との境界に比べると相当簡単に決定することが可能である。辺材との境界の決定に困難がある一方で、水分量を測るということをするのであるから、迅速にブロックを作成し、秤量を行わなくてはならない。このため、辺材と白線帯の境界の決定に時間をかけることは難しく、結果として、辺材の混入量が増えて含水率が高くなったのではないかと考えられる。また、軸方向にある程度の長さを持つ試料を用いて含水率を測定しているが、辺材・心材・白線帯境界の決定は通常二つのうちどちらかの木口面で行われるため、白線帯ブロックは必ずしも完全に白線帯のみを含む訳ではなく、辺材や心材が混入していることが考えられる。このように白線帯の含水率は過大に測定される可能性があるが、本研究で報告する平均値と真の白線帯の平均値はそれほどかけ離れてはいないものと考えられる。よって、白線帯では繊維飽和点をやや超える含水率をとるものと考えられる。繊維飽和点は密度とやや弱い負の関係にある(渡辺1978)が、このことが図-2.11に見られる白線帯での密度と含水率の負の関係に関わっているのかもしれない。また、木材中に含まれるヘミセルロースの割合や抽出成分量の違いによっても含水率は変動すると考えられる。以上のとおり、白線帯でのバラツキは白線帯の境界決定の難しさに主として起因するものであると考えられる。しかし、境界決定の難しさを考慮したとしても、データをみると、繊維飽

和点よりは明らかに高い値を示す。この繊維飽和点より「やや」高い含水率をとる原因については第三章で考察する。

バラツキが大きいスギ心材の生材含水率であるが、遺伝的系統内では個体間の変動は小さくなった。本章2-3-1では心材平均含水率にクローン間差が認められた。本章2-3-1, 2-3-2, 2-3-3では個体内の水分分布パターンは、遺伝的系統間では異なっていたが、遺伝的系統内個体間では似ていた。

これまで遺伝的系統間でその心材水分量を比較した研究（たとえば川村1988, 1989, 藤澤ら1995）では、普通樹幹下部（胸高部が最も多い）の心材の平均含水率を用いて遺伝的系統間を比較して、遺伝的系統間で心材平均含水率が大きく異なることを明らかにしている。ところが、本研究で明らかにしたとおり、ある高さでの心材平均含水率および心材中での含水率分布パターンは、一個体の中でも地上高が変わると大きく異なりかつ一定の傾向を示さない。すなわち、既往の研究はあくまでも樹幹の一部のみについての結果であり、それらのデータからは樹幹の上の方のことは全くわからない。一方、実際に木材を利用する時には、地際から地上高10 mをこえる部分まで利用される。心材の含水率の分布を理解し考察するためには樹高方向での変化を理解する必要がある。本研究では、水戸品種を用いて57個体について心材平均含水率の樹高方向変化を調べたが、品種間で共通する樹高方向変化パターンは認められなかった。スギでは個体によって心材平均含水率の樹高方向変化パターンは大きく異なると結論できる。ところが、品種内ではほぼ似た樹高方向変化パターンが認められた。つまり、たとえば、三輪（1983, 1985）などが指摘している、個体内の放射方向および樹高方向での分布のパターンも遺伝的系統内個体間では似ているという結果を、本研究ではさらに多くの試料を用いて確認したということができる。すなわち、胸高部付近の樹幹下部での平均含水率のみにとどまらず、ある地上高における心材での含水率の放射方向分布パターンや心材平均含水率の樹高方向変化パターンも遺伝的な形質であると結論できる。しかしながら、同一クローンであっても含水率分布が同じということではなく、ラメート間での変異も観察された。スギの含水率の変異（もしくは黒心の出現）に関する過去の研究から、ラメート間の変異についてはラメート毎の生育環境の差が影響している可能性がある。

スギの生材含水率の大きな変動は、個体内でのバラツキと個体間でのバラツキ、両方のバラツキによって説明できる。個体内でのバラツキは、個体内での辺材・心材・白線帯の違いによるバラツキ、個体内での密度のバラツキに起因する辺材内部でのバラツキ、個体内での心材内部におけるバラツキ、以上の三種類に分類できる。個体間のバラツキは、三種類の個体内でのバラツキ方が個体によって異なることによって生じている。個体間のバラツキには遺伝的な差および個体間の立地環境の差が関与していると考えられる。

生材含水率の個体内での三種類のバラツキのうち、辺材・心材・白線帯の違いによるバラツキと辺材内部でのバラツキの二種類についてはその変動要因の説明が可能であった。すなわち、辺材は水分通導機能を満たすために飽水状態に近づいているが、心材は辺材からの移行時に細胞内腔の水を失い、水分通導機能を失っている。白線帯は、水を含む辺材から水を含まない心材への移行部であるため、徐々に水分を失って行く。つまり、辺材・心材・白線帯それぞれの機能が異なるので、水分状態に違いが生じていると解釈できる。また、辺材内部でのバラツキは、主として密度のバラツキすなわち空隙率のバラツキが主要因である。ところが、心材内部でのバラツキにたいしてはこれまでのデータでは説明することができない。心材内部でのバラツキを説明する目的で心材内部のバラツキをさらに詳しく観察する必要がある。第三章では、主として心材内部でのバラツキを詳しく観察する。

### 3 軟X線法によるスギの水分分布の面的観察

#### 3.1 はじめに

第二章において明らかにしたとおり、スギ心材の生材含水率は個体内、個体間、遺伝的系統間で大きく異なっている。第二章では、この変動をもたらす要因を三つに分類した。辺材・心材・白線帯の違いによる含水率の違いは、辺材・心材・白線帯それぞれで水分通導機能が異なるために生じている。辺材では、水分通導機能を最大限に発揮するためその部位に含みうる最大含水率 ( $M_{max}$ ) に近い量の水が存在しているが、最大含水率は密度 (空隙率) の変動によって変化するため、生材含水率 ( $M_c$ ) は密度に依存して変化する。一方、心材内部での含水率の変動については、含水率の測定のみではその理由を説明できなかった。第二章では、様々な大きさの多数の木材ブロックを試料として用いて、心材における水分分布を詳しく観察してその分布状態の把握を試みた。しかし、より詳しく、すなわち、より高解像度で心材内における水分分布を観察する場合、ブロックを用いる方法には限界がある。その理由の第一としては、本研究で研究対象としているのは木材中に含まれる水であり、水は容易に蒸発するため、きわめて小さいブロックを用いて含水率を測定しようとするすると測定誤差が大きくなる。たとえば、本章3-3-6に結果を述べる微小ブロックを生材重量測定の後しばらく放置しておく、極めて短時間でその重量が減少していくことが観察できた。第二の理由は、いくら小さいブロックを作成してもその解像度は細胞レベルまでおよぶものではないにも関わらず、測定の手間は激増し、小さいサイズの木材ブロックの含水率測定を多数の試料について行うということは現実的ではない。そこで水の分布を詳細に観察する他の方法をとることにした。

生材状態の樹幹内の水分分布を観察するための手法としていくつかの方法が提案されている。石田ら (1967) は、薄切した木材試料をX線フィルム上に置き、軟X線を照射することによって、樹幹内の水分分布の可視化に成功した。この軟X線法はその後いくつかの樹種に応用され、一定の成功を収めている (今・深沢 1985, 李ら 1985, 藤澤ら 1989, Sano & Fukazawa 1990, 平川ら 1992, Sano *et al.* 1995, 佐野 1996) ので、本研究ではこの軟X線法を採用することにした。

他の方法としては、1) 凍結観察法: トドマツでは樹幹を冷凍後鋸断すると水の分布する部分が乾燥部とくらべやや灰色がかかることから水食い材部を特定することに成功している (石田 1955, 石田 1986)。ところがスギはトドマツと異なり濃色の心材を形成するため、材色で水分分布を客観的に判断することが難しい。2) Cryo-SEM法: Ohtani & Fujikawa (1990), 佐野ら (1993), Sano *et al.* (1995), 佐野・藤川 (1995), 佐野 (1996), Utsumi *et al.* (1996, 1998, 1999, 2003), 内海ら (2002) は、低温を保ったまま高真空下で観察可能な走査型電子顕微鏡 (cryo-SEM) を用いて、細胞内の水 (氷として観察される) の直接観察に成功している。この方法はその非常に高い解像度に大きな利点があるが、特殊な装置と技術が必要なことと、一度に観察できる試料の大きさに制限があることより、本研究において目指した多数の試料の観察には適当ではない。3) X線CT法およびMRI法: 主として医療分野においてこの二つの手法は非常に広く適用され、これらの手法の登場以前には考えられなかったほどの効果をもたらしている。二つの手法とも、本研究の目的に非常に適合した手法であるが、高額な機器の整備を必要とすることから現実的ではない。

上記の理由並びに筆者が木材用軟X線装置を自由に使用できる立場にあったことから、軟X線法を用いて水分分布を詳細に観察した (Nakada 1996, Nakada *et al.* 1999a, b, 2003)。

### 3.2 材料と方法

#### 3.2.1 智頭クローン3

1994年1月と3月に鳥取県八頭郡智頭町穂見の林木育種センター関西育種場山陰事業場(当時)の精英樹クローン集植所(第二章の2-2-2智頭クローン1および2-2-3智頭クローン2と同じ場所)からスギ精英樹加賀3号のさし木クローン3個体を伐採した(表-3.1)。樹幹の様々な部分から円盤を切り出し、それをさらに2 mm厚さのX線撮影用試料(主として木口面切片だが、軸方向放射面切片および軸方向接線面切片も採取した)に加工し、ただちにX線撮影を行った。個体内胸高部と個体によっては他の高さのX線撮影用試料に隣接した部分から全乾法による含水率測定用試料を取り出した。髄を通るストリップを作成してから、放射方向に1 cm刻みに割りとして含水率を測定した。

表-3.1 智頭クローン3 供試木一覧

クローン 番号	クローン 名	ラメート 番号	植栽年月	C/G/S *1	樹高 (m)	DBH (cm)	枝下高 (m)	伐採年月	採取 円盤数	試料採取高 最小値(m)	試料採取高 最大値(m)	備考
284	加賀3号	1	1964.09	C	16.2	24.4	8.8	1994.03	68	1.10	14.65	
		2	1966.10	C	12.1	13.4	8.2	1994.01	53	1.25	10.00	
		4	1966.10	C	13.4	14.6	9.8	1994.01	70	0.75	11.85	

\*1 増殖方法: C, さし木; G, つぎ木; S, 実生

#### 3.2.2 水戸品種

第二章2-2-4に記載した試料と同じである。含水率測定試料の近傍から厚さ5 mmの木口面切片を作成し、X線撮影を行った。

#### 3.2.3 水戸クローン1

森林総合研究所材質研究室(現組織材質研究室)で撮影し、保管しているX線写真より、第二章2-2-5に記載した試料個体のうち、2林分(以下それぞれを11号集植所と15号集植所とする)からの364クローン681個体について詳細に観察して、水分分布についてとりまとめて解析に供した。X線撮影用試料は含水率測定試料の近傍から厚さ5mmの木口面切片を採取したものである。

#### 3.2.4 水戸クローン2

1995年2月および1996年1月の2回に分けて茨城県水戸市の林木育種センター構内のスギクローン集植所よりスギ精英樹12クローン35個体(表-3.2)を伐採して、直ちに10 cm厚さの円盤を1個体からおおむね2 mおきに数枚切り出し、冷凍庫に保管したのち厚さ5 mmの木口面切片を切り出してX線撮影をおこなった。

水戸クローン2のうち供試木番号81の試料番号C(地上高4.2 mから採取)、101D(地上高6.2 m)、103B(地上高2.0 m)から軟X線法用の試料を連続して2枚切り出し、1枚から辺材、心材のwet area, moderate moisture area, dry area(これらの用語については後述する)、白線帯の早材、晩材からそれぞれ数個の数mm角の試料(以下、微小ブロックと呼ぶ)をとりだして、含水率( $M_c$ と $M_s$ )を測定した。もう1枚に含水率測定用ブロックを取り出した位置を記載し、こちらの試料をX線撮影した。辺材・心材・白線帯の区別および心材中での水分状態の区別は肉眼観察により行ったが、水分分布に関しては後日X線フィルムの現像後に確認した。なお、生材重

量測定終了時には含水率測定用試料はまだ凍結状態にあった。また、凍結状態のストリップより切り出したX線用試料は切り出して直ちにビニール袋に入れて冷蔵庫で保管した場合、半日程度放置しても、フィルムの肉眼観察では直ちに撮影を行った場合と違いが観察できないことを確認している。

表-3.2 水戸クローン2 供試木一覧

クローン 番号	クローン 名	ラメート 番号	増殖年 *1	C/G/S *2	樹高 (m)	DBH (cm)	枝下高 (m)	伐採年月	備考
1	若松2号	11	1961	G	15.2	24.8		1995.02	
		12	1961	G	17.5	25.8		1995.02	
		13	1961	G	15.4	26.8		1995.02	
2	天竜11号	21	1964	G	18.9	37.0		1995.02	
		22	1964	G	19.4	36.8		1995.02	
		23	1964	G	19.4	32.6		1995.02	
3	岩瀬1号	31	1961	C	17.9	22.6		1995.02	
		32	1962	C	16.9	21.0		1995.02	
		33	1962	C	17.4	24.0	7.6	1995.02	
4	矢板3号	41	1962	C	16.8	18.2		1995.02	
		42	1962	C	17.5	22.6		1995.02	
		43	1962	C	16.6	24.1	10.9	1995.02	
5	筑波1号	51	1961	C	20.4	31.0		1995.02	
		52	1961	C	19.1	28.6		1995.02	二又
		53	1961	C	19.9	26.9	13.6	1995.02	
6	足柄下9号	61	1962	G	18.6	32.0	11.1	1996.01	
		62	1962	G	17.9	28.2	13.1	1996.01	
7	郷台1号	71	1964	G	17.9	23.4	10.5	1996.01	
		72	1964	G	16.9	28.0	7.9	1996.01	
		73	1964	C	14.1	28.8	5.9	1996.01	
8	東白川5号	81	1962	G	19.6	28.8	11.5	1996.01	
		82	1966	G	19.2	19.6	12.1	1996.01	
		83	1966	G	18.8	25.2	12.8	1996.01	
9	双葉1号	91	1963	G	17.9	24.2	13.4	1996.01	
		92	1963	G	18.1	25.6	12.7	1996.01	
		93	1963	G	19.4	34.0	11.5	1996.01	
10	甘楽1号	101	1963	G	18.9	30.2	4.6	1996.01	
		102	1963	G	20.0	33.0	4.5	1996.01	
		103	1963	G	16.2	24.6	4.4	1996.01	
11	沼田2号	111	1964	G	16.4	31.0	10.8	1996.01	
		112	1964	G	15.5	22.0	9.7	1996.01	
		113	1964	G	16.0	29.0	10.9	1996.01	
12	西川7号	121	1963	G	19.5	31.6	10.8	1996.01	
		122	1966	G	17.6	23.8	9.9	1996.01	
		123	1966	G	18.2	26.2	7.1	1996.01	

\*1 植栽年が不明で増殖年が明らかなので、増殖年を記載した。

\*2 増殖方法：C, さし木；G, つぎ木；S, 実生

### 3.2.5 X線撮影

上述したおのおのの試料によってX線撮影条件は異なっている。詳細は表-3.3のとおりである。現像したフィルムをフラットベッドスキャナーでデジタル化し、主としてコンピュータディスプレイ上で観察した。本論文のX線写真はすべてデジタル化した画像をコンピュータから出力した陰画として示した。よって、X線吸収の大きい部分は図では白く、X線吸収の小さい部分は黒く見える。

表-3.3 X線撮影条件

試料	試料厚さ (mm)	X線撮影条件				
		X線撮影場所 *1	照射距離 (m)	電圧 (kVP)	電流 (mA)	照射時間
智頭クローン3	2	関西	0.6	20	4	45 sec
水戸品種	5	総研	2.5	17	14	4 min 30 sec
水戸クローン1	5	総研	2.5	17	13	4 min 40 sec
水戸クローン2	5	センター	1.45	15	12	4 min

\*1 関西：林木育種センター関西育種場  
 総研：森林総合研究所材質研究室  
 センター：林木育種センター本所

### 3.3 結果

#### 3.3.1 軟X線法で観察した樹幹内の水分分布 - 辺材・心材・白線帯での違い -

本章3-2に記載した材料について軟X線法により詳細に観察して、以下の結果を得た (Nakada *et al.* 1999a, b, 2003)。

図-3.1に、ある試料の生材状態と気乾状態それぞれの可視光光学写真とX線写真を示す。スギは濃色心材を持つため、辺材と心材の区別をしやすい樹種であり、肉眼観察または光学写真でははっきりと心材と辺材の区別ができる。生材の肉眼観察または光学写真では辺材と心材の間に白線帯が明瞭に認められたが、気乾材の光学写真では区別できなかった。肉眼でも気乾材で白線帯と辺材を区別するのは非常に困難であった。一般に、心材中で心材色の濃淡にムラがあることが多く観察された。生材と気乾材のX線写真を比較すると気乾材はほぼ一様に黒く見え、晩材がその密度が高いことによってやや白く見えるのに対して、生材では白い部分が多く、晩材は気乾材よりもより白くはっきりと見えた。生材X線写真を光学写真と比較すると辺材・心材・白線帯それぞれの水分分布がよくわかる。ここで、生材と気乾材の違いは自然乾燥したかどうかだけであり、生材X線写真と気乾材X線写真を比較することによって認識できる違いは、生材状態での水分分布であると結論した。軟X線法による木材中の水分の観察においては、水分分布と年輪内密度変化を誤認する可能性は存在するものの、適当な撮影条件のもとでは、図-3.1のとおりX線フィルムの観察によって木口面での水分分布の観察は十分可能であった。

辺材では、ほぼ様なX線吸収が認められ、辺材全体にわたって水分がおおむね均等に分布していると考えられた。しかし、部分的にX線吸収の弱い(図で黒く見える)脱水部分(図-3.1の矢頭)が散見される個体が存在した。それら脱水部の一部は、さまざまな種類の傷害に起因すると考えられた。たとえば、成長錐によるサンプリング跡(図-3.2)や虫害に起因するものなどが観察された。しかし、図-3.1の矢頭など多くの場合はその原因を特定できなかった。図-3.1にみられるような脱水を本論文では辺材の小規模な脱水と呼ぶ。もっと大規模な脱水が、被圧木やツルによる大きな被害を受けている個体に生じている場合も観察された。図-3.3はもっとも極端な例であり、サンプリングした部分の辺材のほぼ全域が脱水を起こしていて、早材部にはほとんど水分が認められなかった。

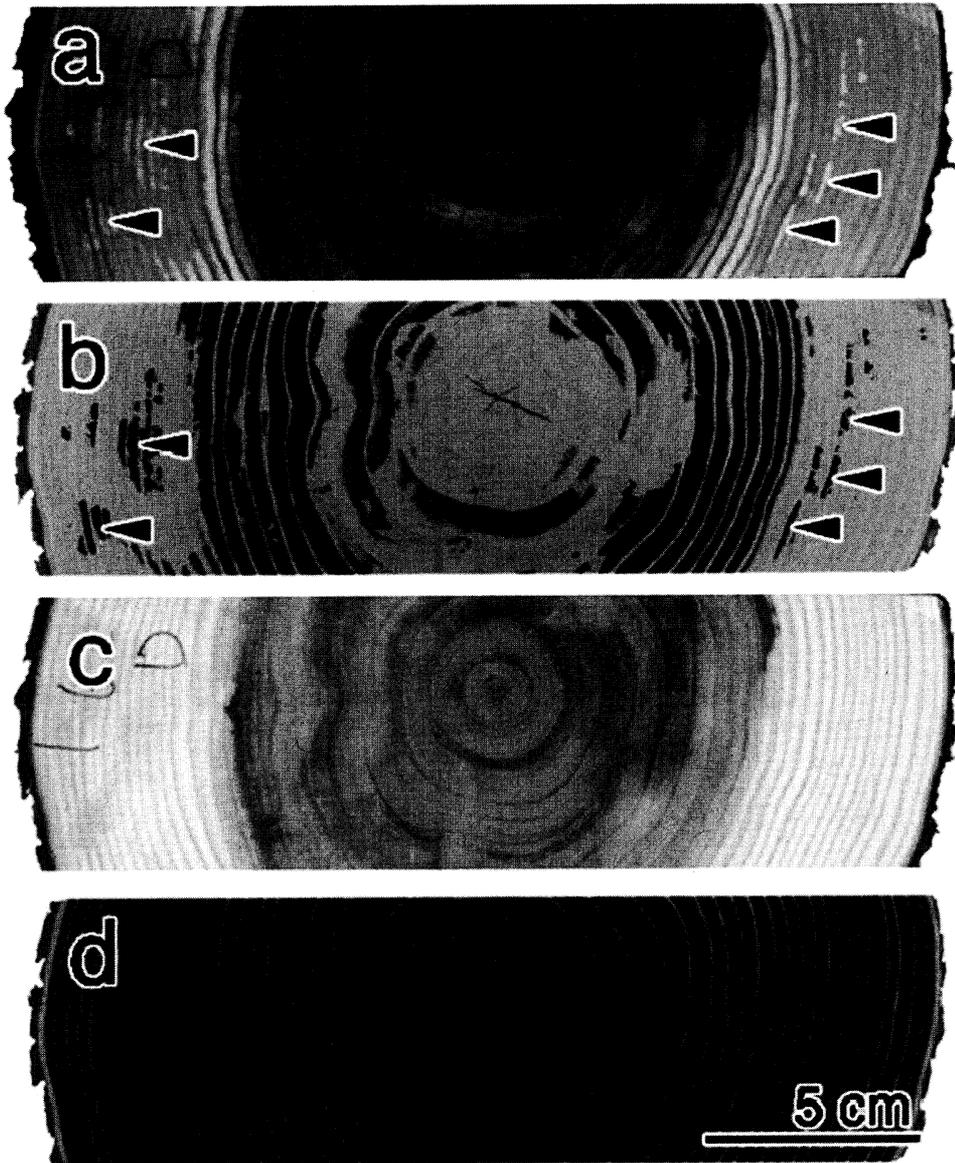


図-3.1 ある試料の生材状態と気乾状態での光学写真とX線写真

a: 生材の光学写真。b: 生材のX線写真。c: 気乾材の光学写真。d: 気乾材のX線写真。矢頭: 辺材中の小規模な脱水。試料 62D, h (試料採取高) = 6.0 m, 足柄下6号。

本論文中での全てのX線写真はネガティブで撮影されている(白い部分がX線吸収が大きい)。

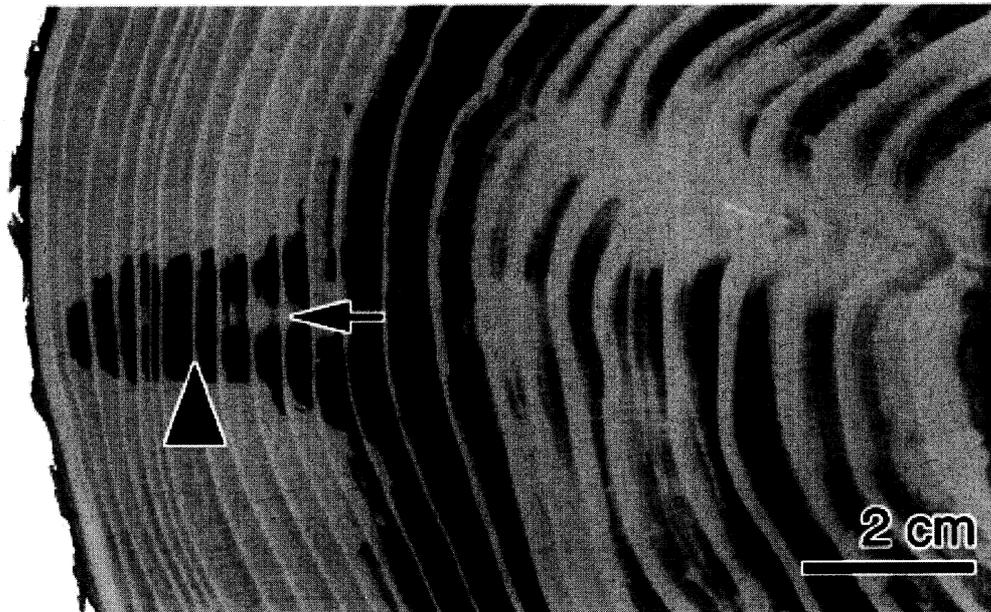


図-3.2 成長錐サンプリングに起因する辺材の脱水 (矢頭)

X線写真。試料83A, h = 1.2 m, 足柄下6号、東白川5号。矢印：偽心材中にできたwet area。

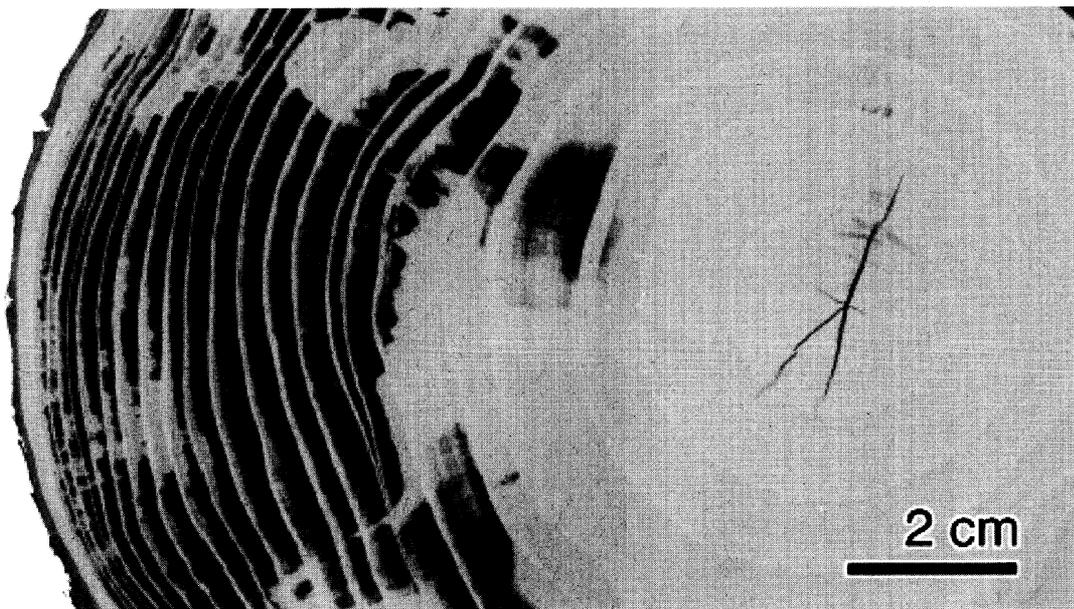


図-3.3 辺材のほとんどが脱水を起こしていて、心材には水が多く含まれている、  
つるによる被害を受けていた試料

X線写真。試料113D, h = 6.0 m, 沼田2号。

一般に、心材では、水分は一様に分布しておらず、局在しているのが観察された。供試個体によって、あるいは個体内でも試料の採取部位が異なると、局在する水分の心材中での分布は大きく異なっていた。水戸品種や水戸クローン1ではX線撮影用試料に隣接した部位の含水率を測定しているため、含水率と比較することができた。含水率の低い試料では水分が少なく、含水率の高い試料では広い面積に水分が分布しているのが観察された。

図-3.4のAの部分は写真上で白く、すなわち強く一様なX線吸収を示す部分であり、自由水が多く存在していると考えられる。図-3.4のBの部分は写真上で黒く、すなわちX線吸収が少ない部分であり、自由水はほとんど存在していないと考えられる。図-3.4のAのような部分をwet area、図-3.4のBのような部分をdry areaと名付けた。さらに、図-3.4のCの部分のように、写真上で白い斑点が散在しているような部分が認められたので、これをmoderate moisture areaと名付けた。Moderate moisture areaでの水分の斑点の密度と一個一個の大きさは様々であった。Moderate moisture areaはwet areaとdry areaの中間的なものとも考えることもできる。図-3.5aと図-3.5bは心材のほぼ全域がそれぞれmoderate moisture areaとwet areaで占められている試料の例である。時々このような様な水分分布を示す例が観察された。一方、dry areaが認められることはあまり多くなく、普通その面積は小さく、心材全域がdry areaで占められる試料は観察されなかった。これら三種類の心材での水分分布間の境界ははっきりと認識できる場合とそうでない場合が存在した。境界がはっきりしている場合、その境界は年輪境界とは関係がない場合が多く認められた。Wet areaの心材中に占める面積は個体間でも個体内部位間でも大きく変動しているのが観察された。Wet areaは、普通の辺材部より白く観察された(すなわち、より大きなX線吸収が認められたことを意味する—たとえば、図-3.5b)。

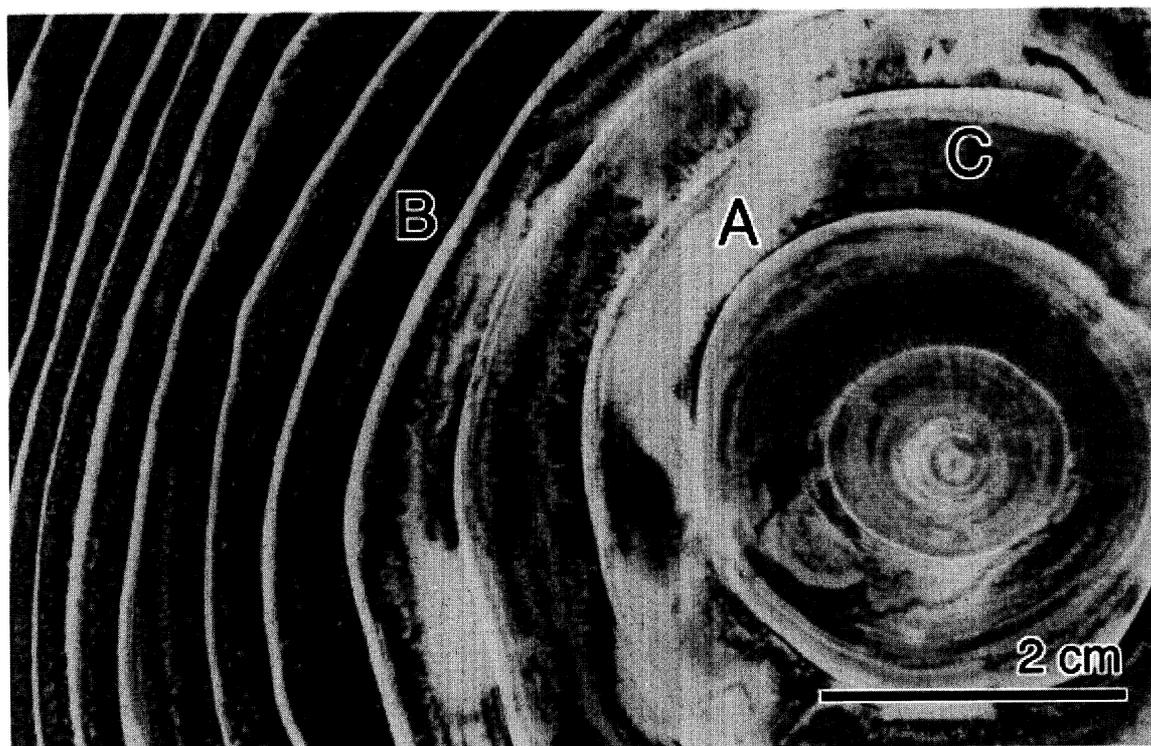


図-3.4 心材中での水分分布の三つのタイプ

X線写真。A : wet area, B : dry area, C : moderate moisture area。試料12B, h = 4.0 m, 若松2号。

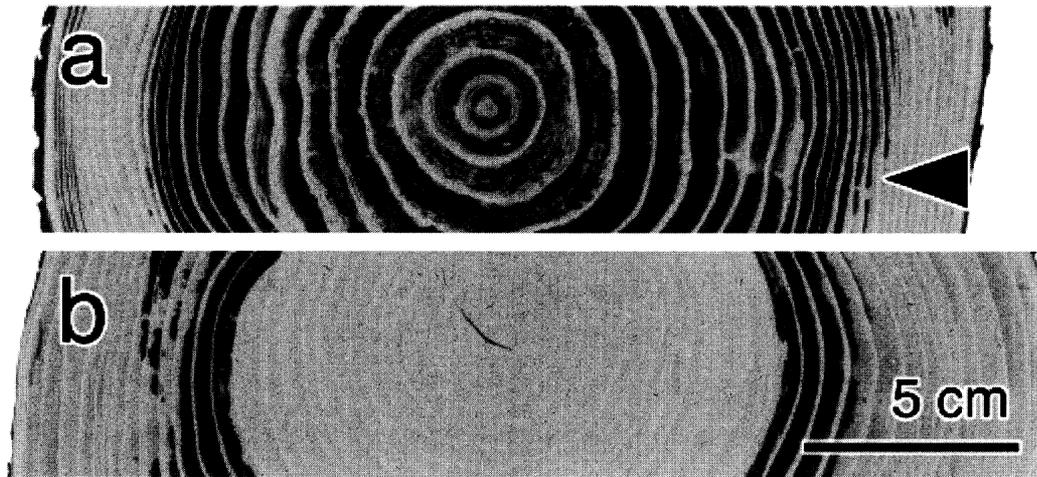


図-3.5 心材中で水分が均等に分布していた試料

X線写真。a：心材のほとんどがmoderate moisture area, 試料43A, h = 1.0 m, 矢板3号。

b：心材のほとんどがwet area, 試料103B, h = 1.9 m, 甘楽1号。矢頭：複数年輪よりなる辺材と白線帯の移行部。

白線帯では、年輪のターミナル部（年輪の形成層側で、おおよそ晩材に相当する部分。本章3-3-2参照）を除くと、一般的には、強いX線吸収すなわち多量の水分分布は認められなかった。しかし、心材のmoderate moisture areaで観察されたような斑点上の小さいX線吸収部は散見された。すなわち、心材における水分分布パターンにならうと、白線帯はdry areaであるかmoderate moisture areaのどちらかであった。白線帯は本研究で供試した心材をもつ試料全てにおいて観察され、かつ同一水平面上では心材を環状に取り囲んでいて、辺材と心材が直接接する部分はほとんど観察されなかった。唯一の例外は節の存在であった。節の付近では、密度が高く繊維走行が乱れるため、X線吸収が大きくなる。木口面切片による軟X線法では、X線吸収が大きくなった原因が、水分の存在のためかあるいは密度や繊維走行のためなのか、判別ができなくなる場合がしばしば認められた。特に、不定芽由来の不定枝による節の場合は、主幹の心材と辺材の水分の間を不定枝付近の水分で連絡されているようになっている場合が時々観察された。節や不定枝の存在によりわからない場合もあったとはいえ、白線帯の存在により、一般的には辺材の水分と心材の水分が自由に行き来するということはないと考えられた。

### 3.3.2 X線写真の顕微鏡観察

水分分布をさらに詳しく観察するために、顕微鏡を用いて透過光でX線フィルムを観察した (Nakada 1996, Nakada *et al.* 1999a)。図-3.6に、結果の一部を示す。本論文では年輪内での位置を示すために、イニシャル部、センター部、ターミナル部という用語を用いる。これらはそれぞれ早材の髄側、早材の形成層側、および晩材（早晩材移行部を含む）に相当する。これらの用語を用いる理由は、軟X線法ではその解像度があまり高くないため、厳密に、たとえばモルクの定義などを用いて早材と晩材の境界を定義することが難しいことと、生材状態で水分が存在すると判断した（本章3-3-1参照）ターミナル部はモルクの定義などによって定義できる晩材よりも少し髄側（早材側）に広いと考えられたためである。X線写真とその試料を比べた結果、一般に生材（特に、

dry areaや白線帯)ではっきりと認識できるターミナル部(写真上ではっきりと白く認められる部分)は早材と晩材の移行部と晩材の両方を含んでいた。スギは一般に早晩材の移行がゆるやかな樹種なので、肉眼やX線フィルム上での早晩材移行点を特定することはほぼ不可能であるが、試料の肉眼観察とX線フィルムの顕微鏡観察から判断すると、早晩材移行部のほとんどは生材X線写真上でターミナル部と認識できる白い部分に含まれていた。水分が常在するターミナル部と水分が存在したりしなかったりするセンター部の境界は、厳密には早晩材移行部のどこかにあると考えられるが、以降早晩材移行部はターミナル部に含まれることとして記載する。

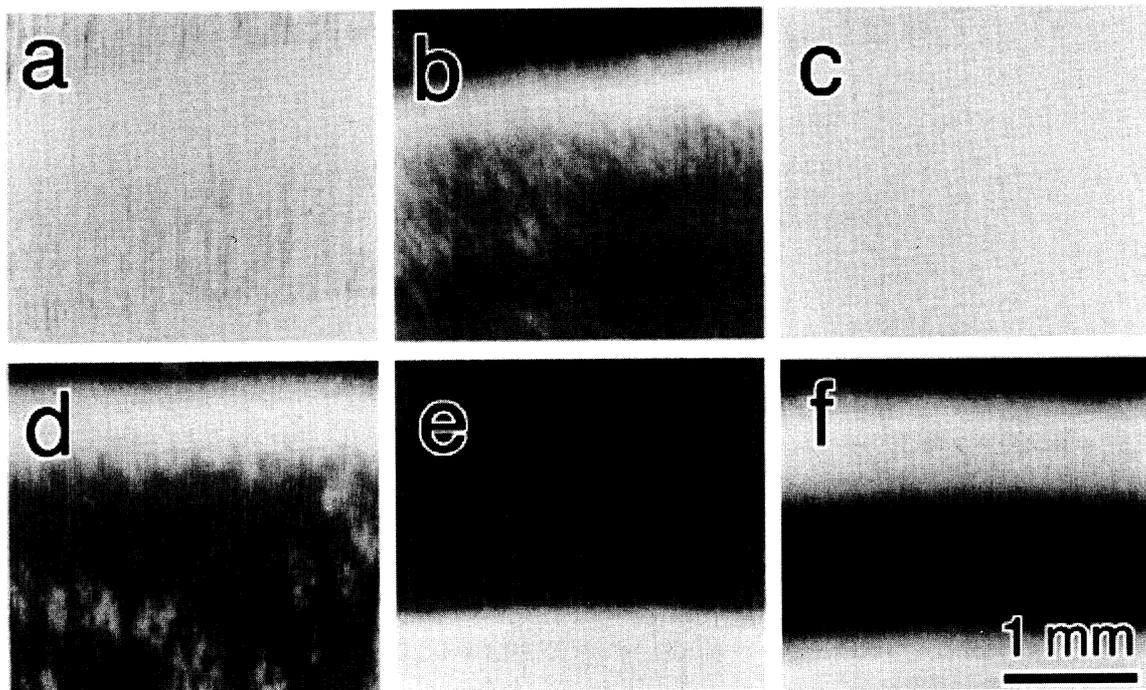


図-3.6 ある試料のX線フィルムの顕微鏡写真

a-e : 生材。a : 辺材, b : 白線帯, c : wet area, d : moderate moisture area, e : dry area, f : 辺材の気乾材。試料12C, h = 6.0 m, 若松2号。

辺材(図-3.6a)ではターミナル部は一様に白かったのに対し、イニシャル部およびセンター部では黒い点が散在している、あるいは黒い点が放射方向にある程度連続していることが観察された。白線帯(図-3.6b)では、ターミナル部は辺材と同様に一様に白く観察されたが、イニシャル部とセンター部は一般に黒く、放射組織や仮道管横断面の輪郭が確認できた。イニシャル部とセンター部では小面積の白い雲状の部分が多く観察された。心材のwet area(図-3.6c)は年輪内での位置を問わず、一様に白く見え、辺材のイニシャル部やセンター部で観察されるような黒い点は認められなかった。心材のmoderate moisture area(図-3.6d)では、ターミナル部は辺材や白線帯と同様に白く見えるが、イニシャル部とセンター部には黒い部分と白い部分があり、白い部分はX線フィルムの肉眼観察で点在する白い斑点に相当していた。白い部分の大きさや分布パターンおよび分布密度は様々であった。心材のdry area(図-3.6e)は白線帯とほぼ同様であるが、白線帯ではイニシャル部とセンター部に時に小面積の白い部分が見えるのに対して、dry areaでは認められなかった。気乾材(図-3.6f)と生材を

比較すると、気乾材ではイニシャル部やセンター部での仮道管の輪郭は認められるものの、生材よりやや暗く不明瞭で、ターミナル部も生材に比べて暗く観察された。

### 3.3.3 心材中でのwet areaの分布パターン

一般に、心材中の水分分布は個体内部位間および個体間で大きく変動していた。そこでwet areaがどのように心材中で分布しているかを観察することによって、分布パターンの特徴を抽出することを試みた(Nakada *et al.* 1999a, b, 2003)。

Wet areaの心材中での分布パターンは大きく二種類に分けることができた。すなわち、髄を中心としてwet areaが規則的に同心円的に対称的な分布を示す「規則分布 (regularly distributed wet area)」(図-3.7) と心材中でランダムに散在するスポット的なwet areaおよびその集合体である「不規則分布 (irregularly distributed wet area)」(図-3.8) である。不規則分布におけるwet areaの面積や形には様々なものが認められた(図-3.9)。節の近くにあるwet areaは多くの場合不定形であり、不規則分布を示した。両方の種類の分布が同時に一試料中に存在することはごく普通に観察された。

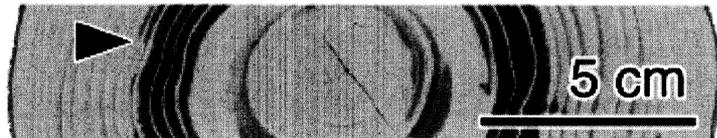


図-3.7 Wet areaの規則分布

X線写真。試料11-761, h = 約2.0 m, 秩父(県)6号, HMc(心材平均含水率) = 213%。矢頭：辺材と白線帯の境界が年輪をまたいでいるところ。



図-3.8 Wet areaの不規則分布

X線写真。試料11-540, h = 約2.0 m, 久慈38号, HMc = 204%。矢頭：この部位ではこの年輪より内側が白線帯と考えられる。

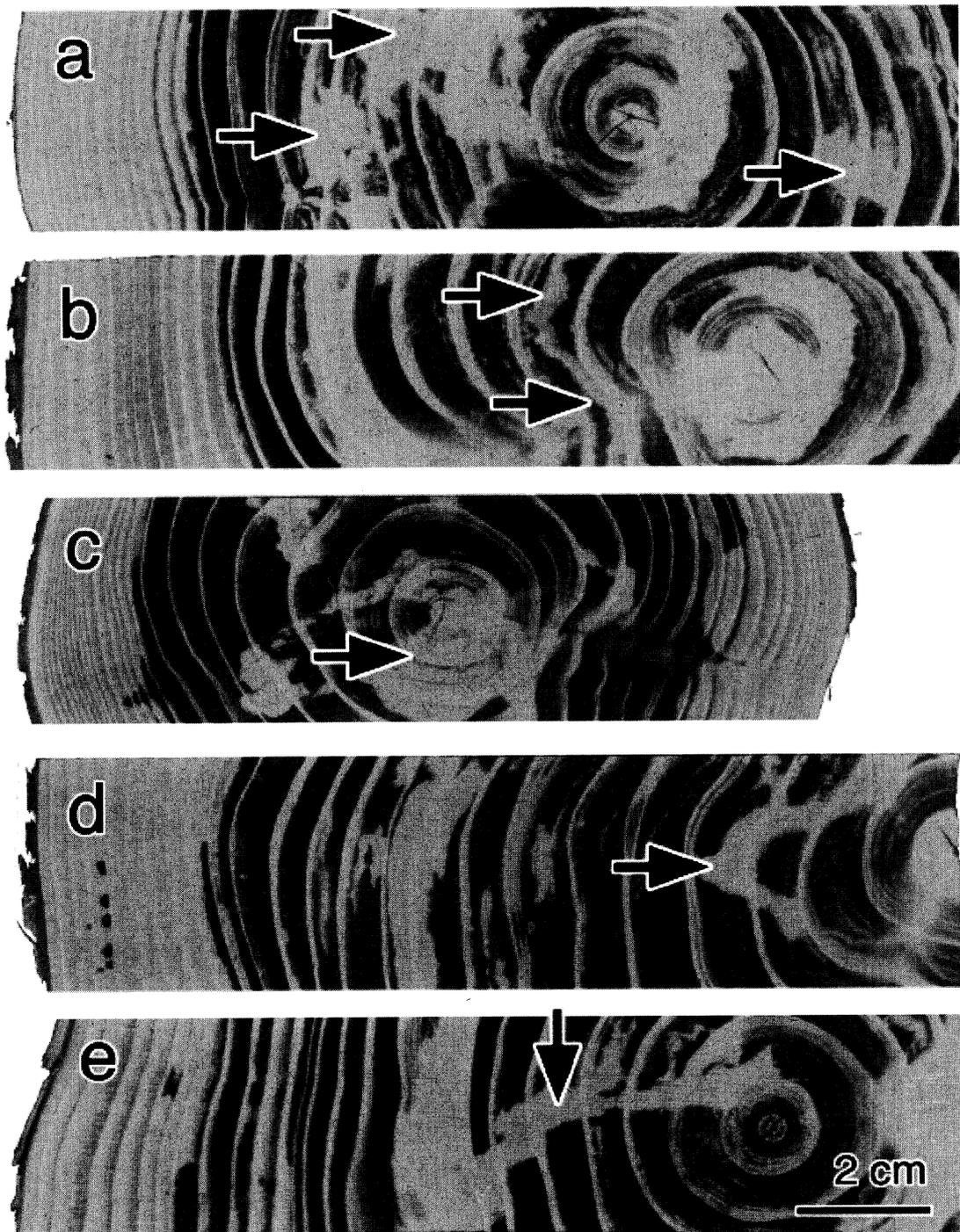


図-3.9 Wet areaの不規則分布の特徴的なものの例

X線写真。

a : スポット状 (矢印), 試料11-499, h = 約2.0 m, 高萩15号, HMc = 148%。

b : 波状 (矢印), 試料11-833, h = 約2.0 m, 足柄上5号, HMc = 143%

c : 扇型 (矢印), 試料15-570, h = 約2.0 m, 南会津6号, HMc = 96%。

d : くさび形の輪郭状 (矢印), 試料15-817, h = 約2.0 m, 丹沢5号, HMc = 144%。

e : 放射状帯状 (矢印), 試料11-777, h = 約2.0 m, 久野2号, HMc = 103%。

規則分布と不規則分布を基準として、さらに木口面におけるwet areaの分布のパターンを以下のような5つの基本タイプに分類した(図-3.10)。

- Type 1: 不規則分布するwet areaが存在しない(またはまれに存在する)、心材にはdry areaあるいはmoderate moisture areaが存在する。
- Type 2: 規則分布するwet areaが髓の周囲に髓を中心として円状に分布する。
- Type 3: 規則分布するwet areaがドーナツ型の分布パターンを示す。心材外側にwet areaが、内側にdry areaあるいはmoderate moisture areaが存在する。
- Type 4: ほとんどの心材がwet areaで占められている。
- Type 5: 上記4つのタイプに分類できないもの。規則分布をするwet areaがほとんどなく、主に不規則分布をするwet areaが存在する。

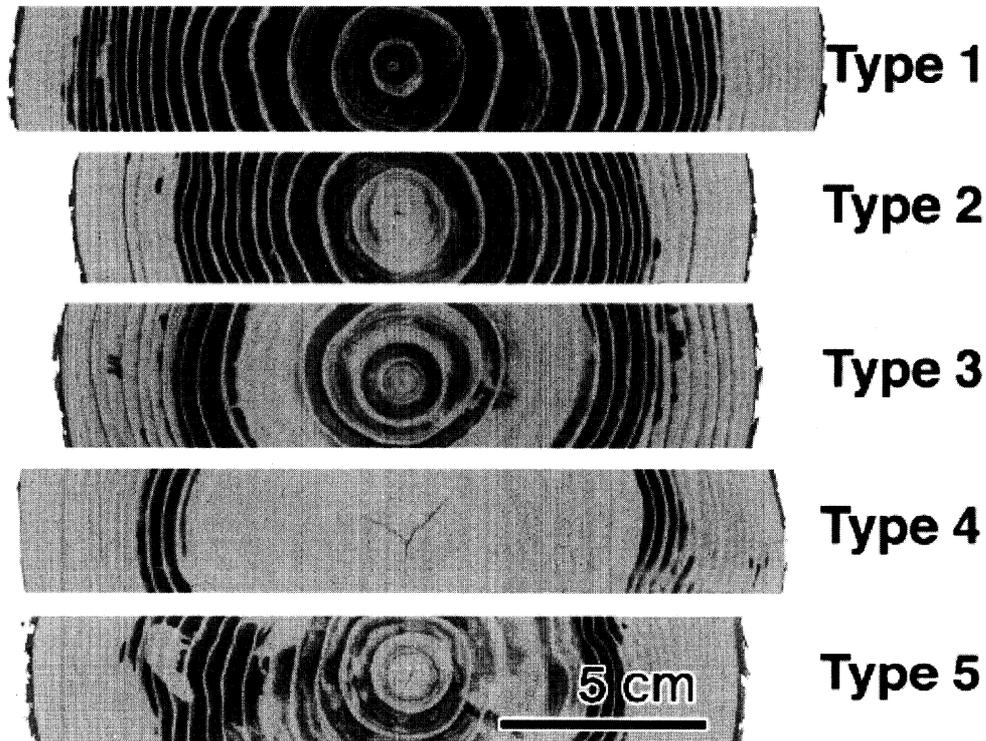


図-3.10 Wet area分布パターンの5つの基本タイプ  
X線写真。

Type 1: 試料11-678, h = 約2.0 m, 久慈7号, HMc = 73%。

Type 2: 試料11-874, h = 約2.0 m, 東加茂9号, HMc = 99%。

Type 3: 試料15-738, h = 約2.0 m, 兎玉5号, HMc = 149%。

Type 4: 試料11-781, h = 約2.0 m, 中9号, HMc = 218%。

Type 5: 試料11-560, h = 約2.0 m, 中10号, HMc = 148%。

以上のような基本タイプに分類したが、基本タイプ間は連続的に変異し、タイプ間の中間的なものや、複数のタイプの複合パターンなど、様々なwet areaの存在状態が観察された。そのうち、特に多くみられるパターン3つについて中間または複合タイプとして定義した（図-3.11）。

Type 1/2: Type 1とType 2の中間型で、ごく小面積のwet areaが髓の周囲に存在する。

Type 2/3: Type 2とType 3の複合型で、髓の周囲と心材の外側にwet areaが存在する。

Type 2/4: Type 2とType 4の中間型で、心材中心部に比較的大きな面積のwet areaが存在するが、心材の外側には存在しない。

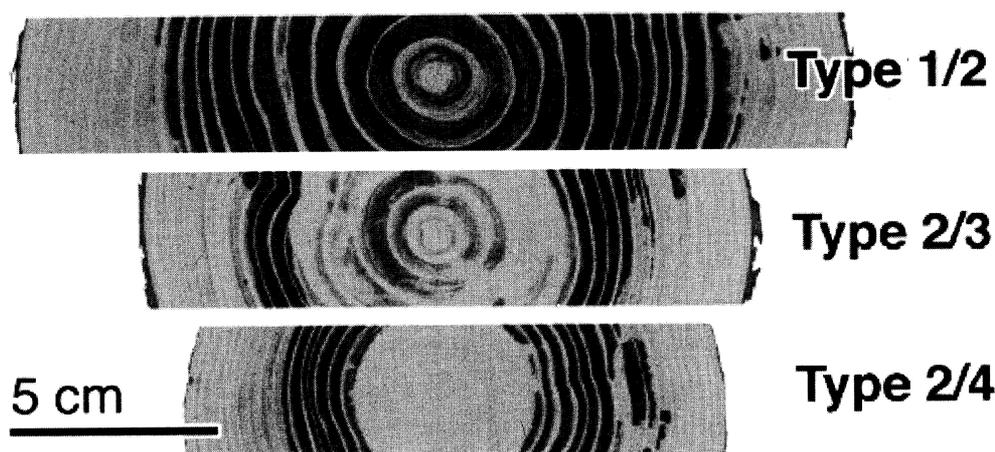


図-3.11 Wet area分布パターンの中間型と複合型

X線写真。

Type 1/2: 髓の付近にごく小さなwet areaがあるか小さなwet areaが完全な円状になっていないType 1とType 2の中間型、試料11-853, 天竜8号, h = 約2.0 m, HMc = 95%。

Type 2/3: 髓の付近に円状の小さなwet areaがあり、心材外側にドーナツ状のwet areaがあるType 2とType 3の複合型、試料11-845, h = 約2.0 m, 大井8号, HMc = 195%。

Type 2/4: 心材の中央部に円状のwet areaがあるが心材外側にはないType 2とType 4の中間型、試料11-508, h = 約2.0 m, 秩父3号, HMc = 178%。

水戸クローン1について、2つのクローン集植所ごとに上記のwet areaのタイプの頻度分布を図-3.12に示した。水戸クローン1では、Type 1, Type 2, Type 5が多く、Type 3は少なかった。Type 2およびそれに関係するタイプ（Type 1/2, Type 2/3, Type 2/4）は最も頻繁に観察された。二つの林分間で頻度分布に差が認められた（ $\chi^2$ 検定,  $p < 0.05$ ）。特に、15号集植所ではType 4が観察されることが少なかった。

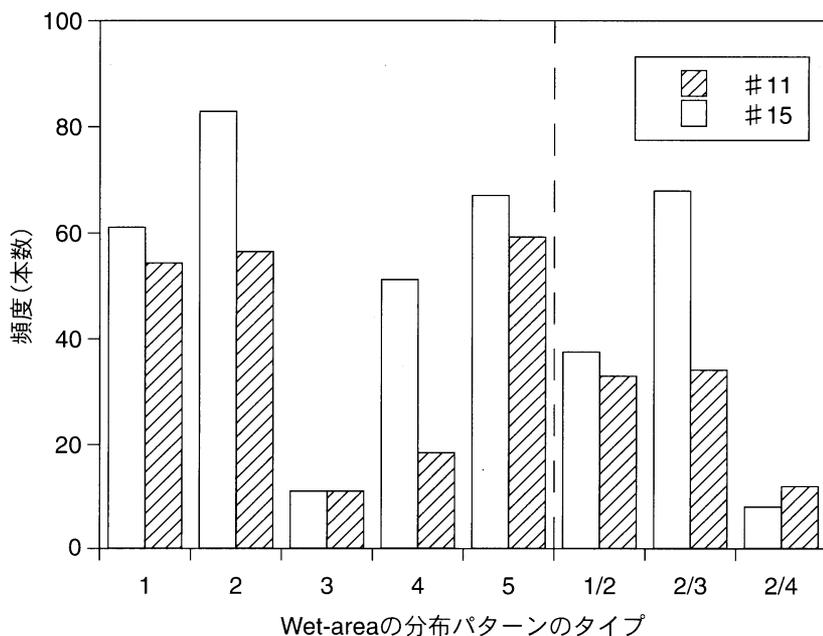


図-3.12 2つの林分におけるwet area分布パターンの5つの基本タイプおよび中間型と複合型の頻度分布  
#11と#15は2つの林分番号 (11号集植所と15号集植所)。

### 3.3.4 辺材と白線帯および白線帯と心材の境界

ほとんど全ての試料で、辺材と心材の間に明瞭な白線帯(移行材)が観察された。例外は、辺材で著しい脱水を起こしている供試木(極端な被圧木、つる等による被害木など、たとえば、図-3.3)であり、この場合は辺材の脱水のために白線帯と辺材の違いの認識が難しかった。

明瞭にその存在を観察できる白線帯であったが、辺材と白線帯の境界に厳密な境界線を引くことは一般的にきわめて困難であった。仮に年輪ごとに辺材と白線帯どちらに帰属するか決定するとした場合、辺材の最も内側に属するか、あるいは白線帯の最も外側に属することになる年輪は、普通年輪の髄側の部分に狭い脱水部をもつが認められた(たとえば、図-3.5矢頭)。特定の年輪界で辺材と白線帯をわけることができる場合も存在した(たとえば、図-3.8の矢頭)が、年輪内で辺材と白線帯をわけることが妥当だと判断される場合も存在した(たとえば、図-3.7の矢頭)。狭い脱水部を持つ年輪が数年輪連続する場合が時々観察され、この時髄側の年輪ほど脱水部の放射方向の幅を増す傾向にあった(たとえば、図-3.5の矢頭)。このような部分は辺材から白線帯への移行部と考えられた(移行部の年輪数は多くの場合は2~3年輪だと判断できたが、もっと多い年輪数の場合もあった。また、辺材から白線帯の移行に要する年輪数は年輪幅が狭い方が増える傾向を示した)。辺材から白線帯への移行、すなわち仮道管内腔からの脱水の開始は、フィルムの肉眼観察においては、年輪内の位置ではイニシャル部から始まるか、イニシャル部とセンター部が同時に脱水を起こしていることが認められた。センター部から脱水が始まっている場合も存在した。イニシャル部から脱水が始まる場合、徐々にターミナル部にむけて脱水が拡大して行く傾向が認められた。しかし、ほとんどの場合、ターミナル部は脱水を起こしていないと判断された。辺材・白線帯の境界と年輪界が交差している場合がしばしば観察された(たとえば、図-3.5の矢頭)。す

なわち、辺材と白線帯の境界線は年輪界に対して平行ではなく、辺材と白線帯の境界は年輪界とは独立に存在していたと考えられる。

心材と白線帯の境界は、心材色によってある程度厳密に引くことができた。心材と白線帯の境界は一般に年輪界とは一致しておらず、年輪内に心材と白線帯の境界が存在する場合がしばしば観察された。心材の最外周に典型的な心材色より薄い心材色を呈する部分が多く認められた(図-3.13)。この薄い心材色を呈する部分は、薄いといえども心材色を呈するため、本研究の定義によれば心材に属するが、白線帯(すなわち、仮道管内腔からの自由水の消失が認められるが、心材色を呈していない部分)と典型的な心材の移行部で、心材化の途中段階にある部分とも考えられる。この薄い心材色を呈する部分の放射方向の幅は普通1年輪の幅より小さいことが観察された。薄い心材色を呈する部分の心材色は樹幹外側(形成層側)に向かって徐々にその色調が薄くなって行く場合がしばしば観察された。Wet areaの分布パターンのうち、Type 4は心材のほとんどがwet areaによって占められているものであるが、心材色によって定義される心材の全てがwet areaで占められているものは本研究の試料では観察されなかった。すなわち、心材最外周にwet areaが存在するもの(Type 3やType 4)では、ほとんどの場合、wet areaの最外周のさらに外側に薄い心材色を呈する部分の存在が認められた(図-3.13)。ごくわずかな部分について心材最外周とwet area最外周が一致する場合はまれに存在した。

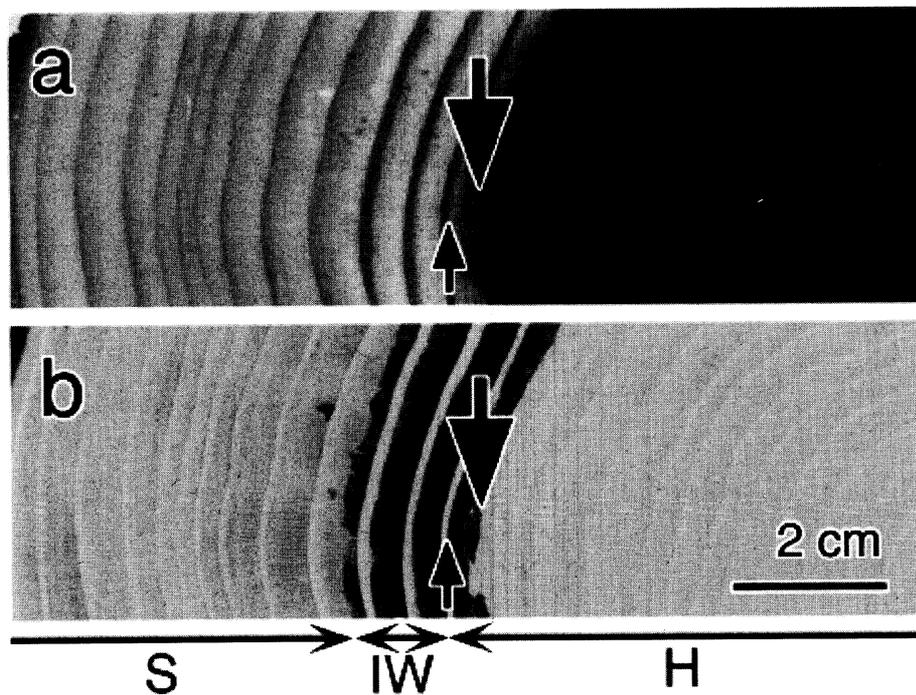


図-3.13 心材最外周にある薄い心材色を呈する部分を示す生材の光学写真(a)とX線写真(b)  
試料103B, h = 1.9 m, 甘楽1号。大矢印: wet-areaの外側の境界。小矢印: 心材の外側の境界。S:  
辺材, IW: 白線帯, H: 心材。

### 3.3.5 個体内での心材水分分布の変化

本研究では、X線撮影用の試料はほとんどの場合、図-3.1のような接線方向の幅を大きく取った髓を含む木口面切片を用いた。さらに、同一平面上のほぼ全域の木口面を採取して観察した場合もあった。よって、ほとんどの試料で樹幹の水平断面の面的な(二次元的な)水分分布を観察していることになる。さらに、水戸品種と水戸クローン2では個体内樹高方向に複数の試料を採取して、一水平断面のみならず、ある程度の間隔はあるが、樹高方向における水分分布の変化を観察した(図-3.14~3.16)。智頭クローン2では、さらに、樹高方向の間隔を小さく取って、樹高方向に水分分布がどのように変わるかを観察した(図-3.17, 3.18)。また、一部軸方向に試料を切り出してX線写真により観察した(図-3.19)。すなわち、樹幹内の三次元的な面的分布を観察した(Nakada *et al.* 2003)。

一般に、水平断面上の面的なwet areaの分布パターンは、試料採取高が異なると同一個体内でも変化を示した。図-3.14~3.19に、1個体内でwet area分布パターンがいかに変化するかを示す。Wet areaの規則分布も不規則分布も試料採取高の違いに関わらず出現したが、不規則分布は試料採取高が高い方が出現頻度が高いことが認められた。水戸品種と水戸クローン2について、品種またはクローン毎に樹幹上部での不規則分布の存在を表-3.4に示した。多くの品種またはクローンで、樹幹上部に不規則分布するwet areaの存在が観察された。Wet areaの分布パターンの基本タイプおよび中間型あるいは複合型は、試料採取高の違いに関わらず出現した。

タイプ2とその関連するタイプ(髓付近にwet areaが分布するタイプ、タイプ1/2, 2/3, 2/4, 4が該当する)は、樹幹内で連続して存在していることが多く観察された。すなわち、図-3.14に見られるように、1個体から採取した全ての試料で髓付近にwet areaが存在することが多く認められた。樹幹内の心材全てがwet areaで占められる個体は観察されなかった。たとえば、図-3.15は、水戸品種および水戸クローン2計95個体の中でもっとも心材中にwet areaが占める割合の大きかった個体の一つであるが、4.1, 6.1, 8.1 mからとった試料にはmoderate moisture areaの存在が認められた。表現を変えると、wet areaは心材全てを覆うことはできないと考えられる。樹幹内にwet areaを少量しか含まない個体では、wet areaは樹幹内でも高い位置に存在する 경우가多く観察された(図-3.16)。

Wet areaの分布パターンの樹高方向における変化には、どの個体にも共通するような一般的な法則性は認められなかった。この結果は、心材含水率の樹高方向変化(第二章2-3-2)と同様であった。ある地上高におけるwet areaの心材中に占める面積の割合の樹高方向における変化パターンについて、心材平均含水率の樹高方向変化のパターンのタイプ(図-2.6)と同様のタイプを定義することができた。すなわち、wet areaの面的分布の個体内での変化のパターンを観察することによって、心材平均含水率の樹高方向の変化のパターンも把握することができた。

樹幹全体を対象とした場合、上記のとおり、wet areaの分布パターンの樹高方向における変化にはどの個体にも共通するような一般的な法則性は認められなかった。しかし、地上高1 m付近(以下、樹幹下部とする)から地上高4~6 m程度(以下、樹幹中央部とする)までを考慮の対象とすると、樹幹中央部での心材中に占めるwet areaの面積の割合は、樹幹下部のそれより少ないか同程度である場合がほとんどであった。樹幹下部と樹幹中央部を比較した時、wet areaの面積割合が、ほぼ同程度の場合をType |, 減少する場合をType \, 上昇する場合をType /, いったん減少してのち再び上昇するものをType (と定義した。この定義に従って、水戸品種と水戸クローン2について、個体毎に樹幹下部から中央部にかけて心材中に占めるwet areaの面積の割合の変化を表-3.4

に示した。タイプのあてはめを行った全91個体中の47%がTypeⅡで43%がTypeⅠであった。すなわち、ほとんどの個体で、造材時の一番玉に相当する部分については、一番玉の末口では胸高部付近に比べてwet areaが少ないことが認められた。しかしながら、樹幹上部(たとえば地上高8 m)での水分分布は、樹幹下部から中央部にかけての水分分布の変化とは全く関係のないことが観察された。

図-3.17と3.18は、それぞれ樹高方向に5 cmまたは5 mm間隔で採取した智頭クローン2での結果である。また、図-3.19は、樹高方向に約20 cm連続する様に採取した軸方向試料で観察した結果である。一般に、樹高方向での水分分布変化は漸次的であったが、不規則分布するwet area(図-3.17と3.18の矢頭)では、急激な変化が観察された。傷害部につながっているwet areaでは、急激な変化が多く認められた。

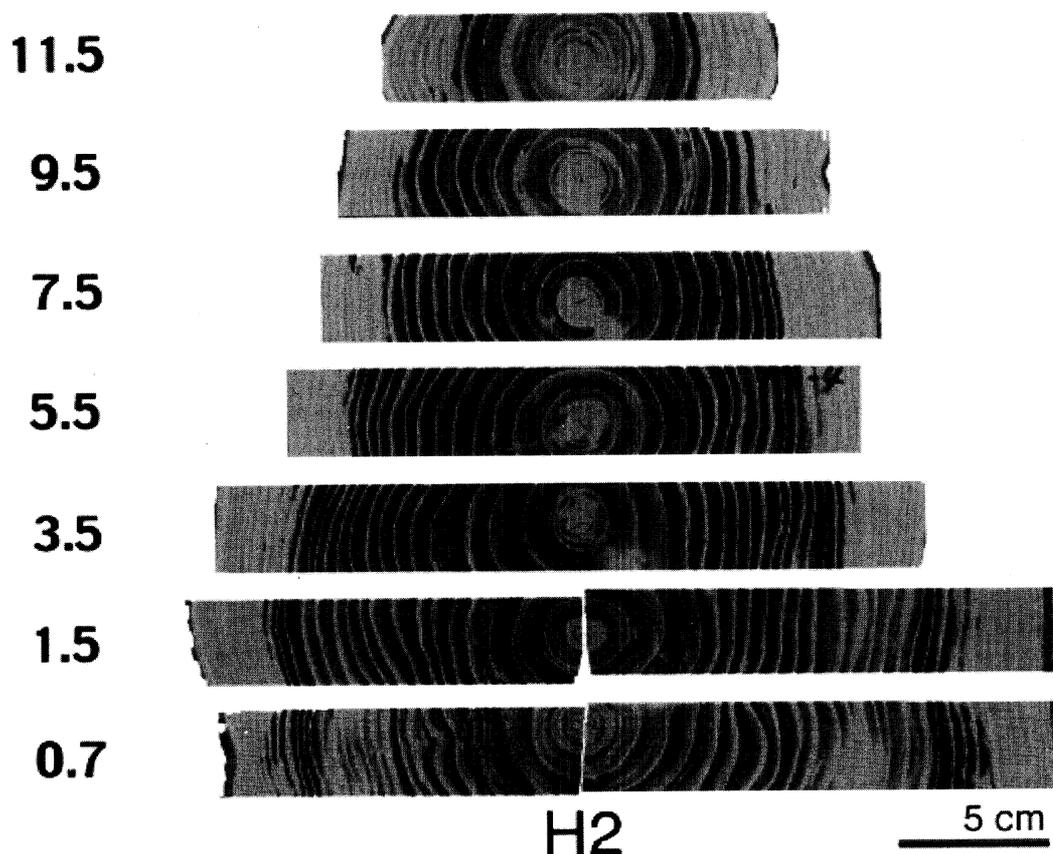


図-3.14 個体内の地上高によるwet area分布の変化

X線写真。どの地上高でも髓の付近にwet areaがある。個体H2, ホンスギ。図-3.14から3.17の図の左側の数字は地上高(m)。

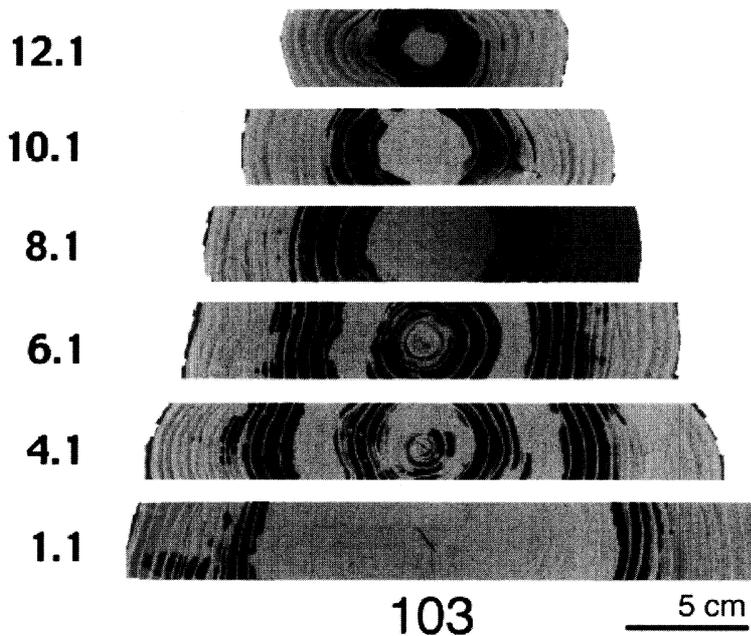


図-3.15 個体内の地上高によるwet area分布の変化

X線写真。本研究で個体内でのwet areaの割合が最大級であった個体。個体103, 甘楽1号。

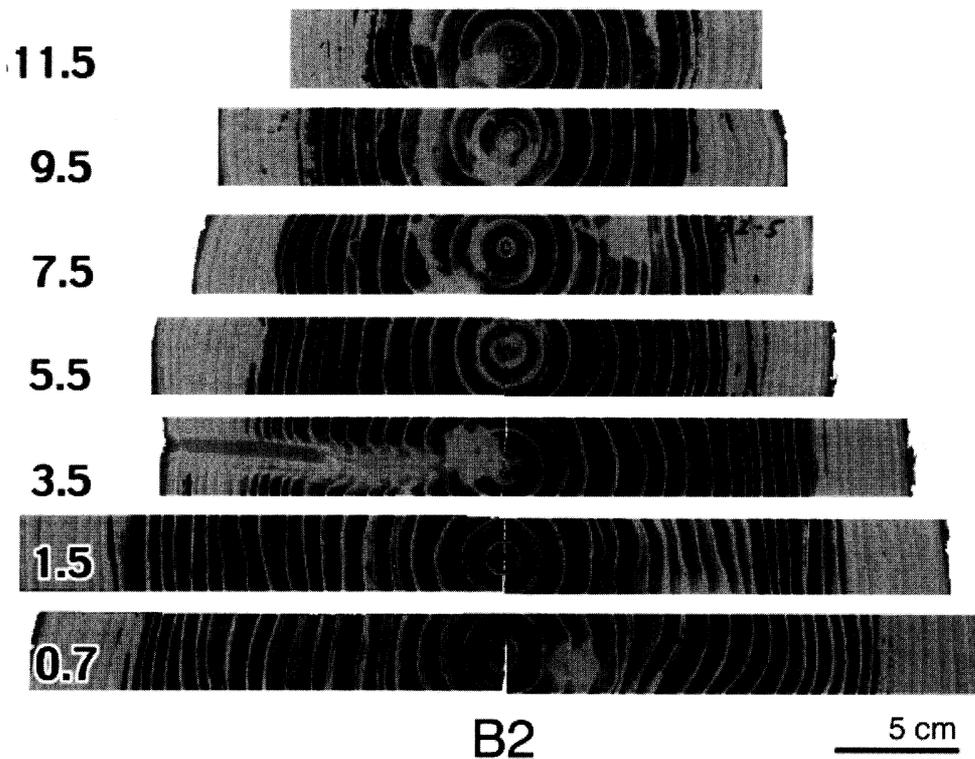


図-3.16 個体内の地上高によるwet area分布の変化

X線写真。心材中でwet areaの割合が小さい個体。個体B3, ボカスギ。

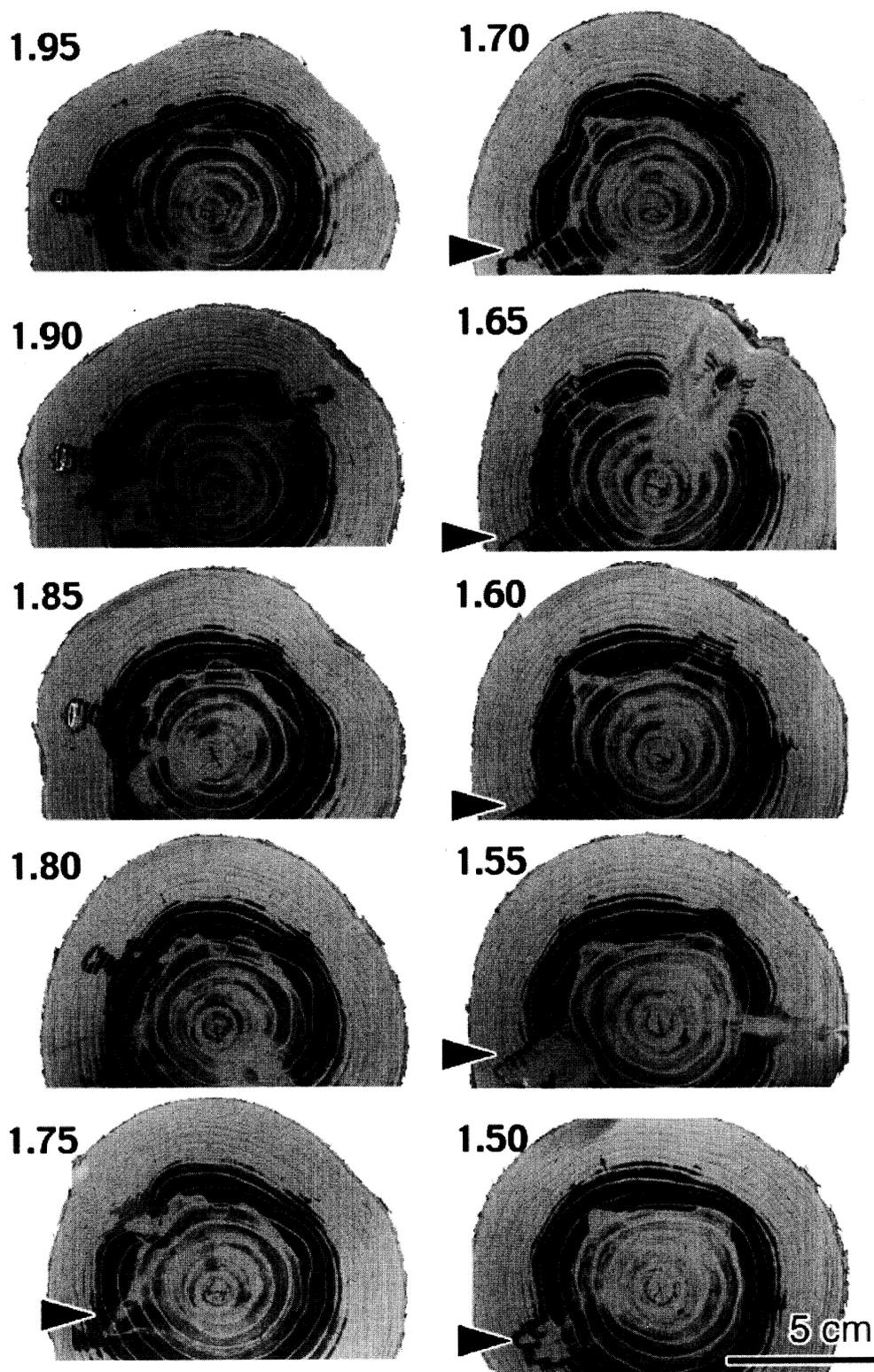


図-3.17 個体内の地上高によるwet area分布の変化

X線写真。樹高方向に5 cm間隔で試料を採取した。規則分布では樹高方向に漸次的に変化するが、不規則分布では急激に変化する。個体CT2, 加賀3号。矢頭は伐採の数年前に行われた成長錐のサンプリング跡に起因するwet area。

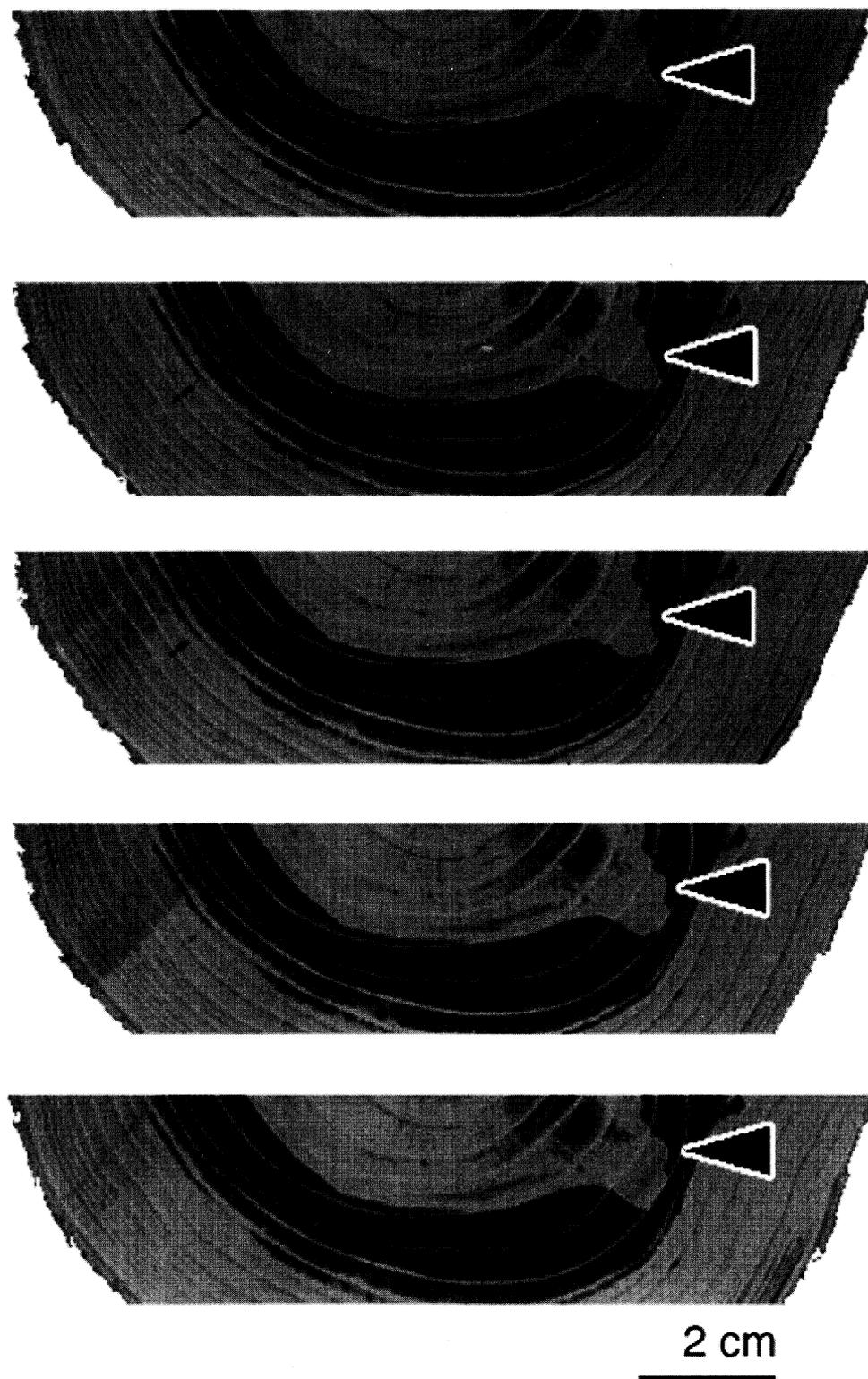


図-3.18 個体内の地上高によるwet area分布の変化  
X線写真。樹高方向に5 mm間隔で試料を採取した。Wet areaの漸次的な変化と急激な変化。個体CT2, h = 1.25 m, 加賀3号。矢頭はwet areaの急激な変化。

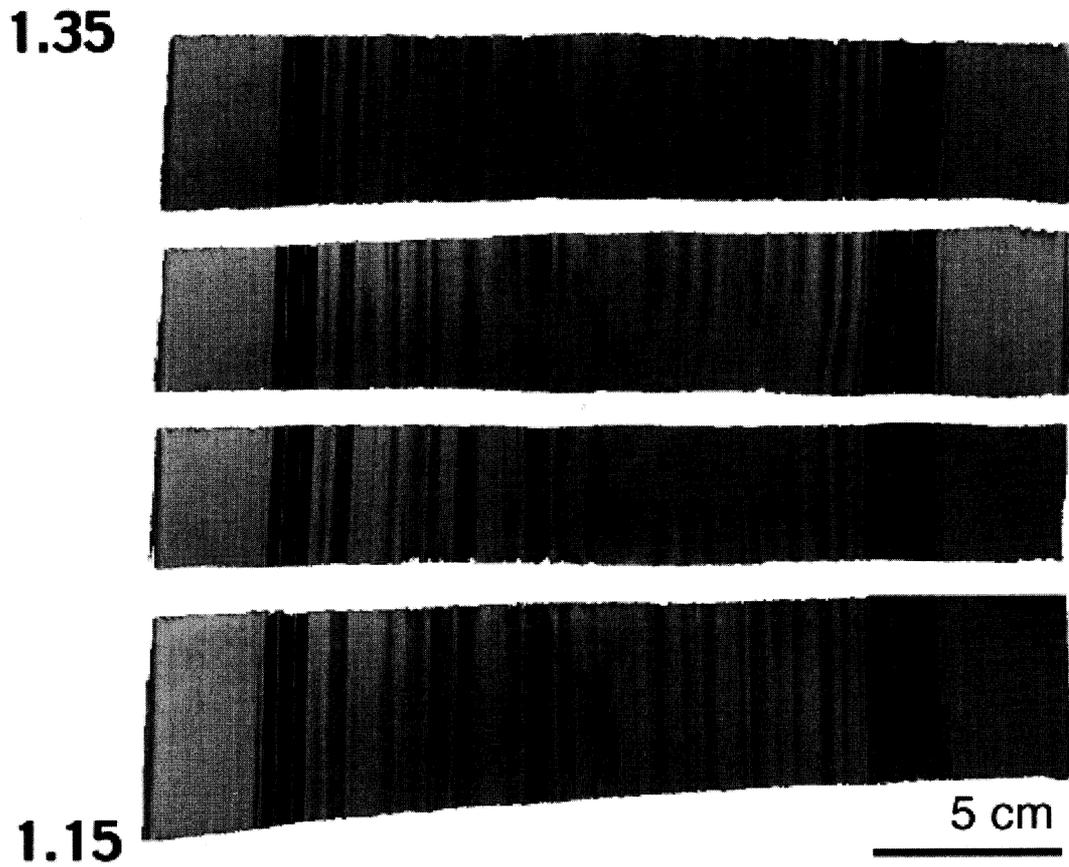


図-3.19 個体内の地上高によるwet area分布の変化

X線写真。樹高方向に連続する板目面切片を採取した。個体CT1，加賀3号。Wet areaの漸次的な変化。

表-3.4 水戸品種および水戸クローン2におけるwet areaの分布パターンとその遺伝的系統内個体間の類似性

系統記号	系統名	遺伝的系統内 個体間での差	樹幹上部での 不規則分布*1	樹幹下部におけるwet area分布パターンのタイプ (数字)と樹高方向変化パターンのタイプ(記号)*2					
				Tree 1	Tree 2	Tree 3	Tree 4	Tree 5	Tree 6
水戸品種									
A	アヤスギ	小	-	1		1		1	
B	ボカスギ	小	+	1		1		1	
C	マアカ	小	±	1/2		1		1	
E	イトシロスギ	大	±	1		1		1	
F	トウドウスギ	大	±	2		1		5	/
H	ホンスギ	大	-	2/3	\	2	\	1	
J	アジガサウスギ	大	±	2/3	\	3	\	1	
K	クマスギ	小	-	3	\	2/3	\	3	\
L	イワオ	中	+	2/3	\	1	\	1	
M	ムラスギ	大	+	3		1		1	
O	オキノヤマスギ	小	+	1		1		1/2	
P	ホンナスギ	大	±	1		5		3	\
R	ハチロウスギ	大	±	5	\	1		1	
S	チリメンドサ	小	+	3	\	2/3	\	2/3	\
T	タテヤマスギ	大	+	1		3	\	3	\
V	マスマスギ	中	+	2/3	(	2/3	(	2	(
W	クモトオシ	小	±	2	(	4	\	2/3	\
Y	ヤブクグリ	小	±	1/2	\	1	\	2	\
Z	マキノサクスギ	大	+	3	\	3	\	1	/
水戸クローン2									
1	若松2号	中	±	5	\	2	\	1	\
2	天竜11号	小	+	2/4	\	2/3	\	2/3	\
3	岩瀬1号	小	±	3	\	3	\	3	
4	矢板3号	大	+	1/2	/	2		1	/
5	筑波1号	小	+	1	/	--*3		1	
6	足柄下9号	中	+	4	\	2/3	\	--*4	
7	郷台1号	小	-	1		1	\	1	
8	東白川5号	中	+	2/3		2/3		2/3	
9	双葉1号	中	+	2/3	\	2/3	\	3	\
10	甘楽1号	小	±	4	\	4	\	4	\
11	沼田2号	中	+	2/3	\	2/4	\	4	\
12	西川7号	中	+	1/2		1/2		1/2	

\*1 樹幹上部である程度の大きさの不規則分布が、系統内全個体に見つかったものは+、全個体で見つからなかったものは-、個体によって違うものは±。

\*2 数字は樹幹下部（地上高0.7~1.5 m）でのwet area分布パターンのタイプ。記号は樹幹下部から樹幹中央部（地上高約4~6 m）について、心材中でのwet areaの面積割合がどのように変化したかを示す。  
|は変化が小さいもの、/は下部で少なく中央部で多いもの、\は下部で多く中央部で少ないもの、(は下部で多くいったん減少して再び中央部で多くなるもの。

\*3 二又木であったのでタイプを決定しなかった。

\*4 このクローンでは2個体しか供試しなかった。

### 3.3.6 軟X線法と全乾法の比較

生材X線写真を撮影した試料（2または5 mm厚）にすぐ隣接する部分から木材ブロックを採取して生材含水率を測定し、生材X線写真上の白色部分の占める割合と比較した（Nakada 1996, Nakada *et al.* 1999b）。

図-3.20はその一例である。図に見られるように、生材含水率の放射方向変化とブロックに相当する部分のX線写真上での白色部分（すなわちwet area）の占める割合の変化はよく一致していた。このように、ある特定の部位において、軟X線法と全乾法の結果はよく一致していた。また、含水率の放射方向分布パターンは軟X線法で観察したときのwet areaの放射方向分布パターンとよく一致していた。

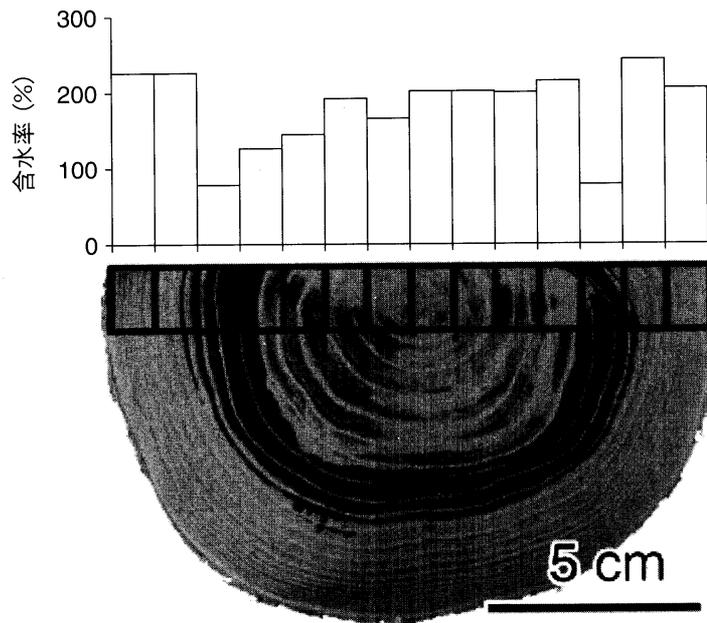


図-3.20 軟X線法による水分分布と含水率の放射方向分布の関係  
X線写真上の放射方向に連続する四角は含水率測定ブロックに相当する。  
個体CT3, h = 1.25 m, 加賀3号。

水戸クローン1および水戸品種では、全ての試料で、軟X線法を用いて生材X線写真を撮影し、その隣接部分から全乾法によって心材平均含水率を求めた。X線写真と心材平均含水率を比較すると、X線写真上で水分が多いと判断できるものは心材平均含水率が高く、逆にX線写真上で心材水分が少ないものは心材平均含水率も低い値を示した。たとえば、図-3.10と3.11において、図の説明にある各試料の心材平均含水率とwet areaの心材中で占める面積を比較するとこの傾向がわかる。このように、個体間比較においてもおおむね軟X線法と全乾法の結果はよく一致していた。

図-3.21に、水戸クローン1を材料として、X線写真で決定した心材水分分布パターンのタイプ毎に、それらの全乾法による心材平均含水率の頻度分布を示した。軟X線法による心材水分分布パターンのタイプによって心材平均含水率は大きく異なっていることが認められた。中間型のタイプは、それらの基本タイプ2つの中間的な含水率の値をとり（タイプ1/2はタイプ1とタイプ2の間の含水率、タイプ2/4はタイプ2とタイプ4の間の含水

率), 複合型のタイプは, もとの基本タイプ両方より高い含水率を示した(タイプ2/3は, タイプ2およびタイプ3より含水率が高い)。タイプを要因とする分散分析の結果でも, タイプ間に差が認められた ( $p < 0.01$ )。しかし, タイプ内の心材平均含水率の変動は大きく, タイプで心材平均含水率を推定することは必ずしも適当であるとはいえないかもしれない。この原因としては, moderate moisture areaにおける水分の存在状況のバラツキ, 同じタイプでもwet areaの心材全体に対する面積の割合のバラツキ, wet areaの不規則分布の存在, 含水率が高い場合の密度の個体間差の影響(たとえば, Type 4の場合を考えると理解しやすい)を挙げることができる。

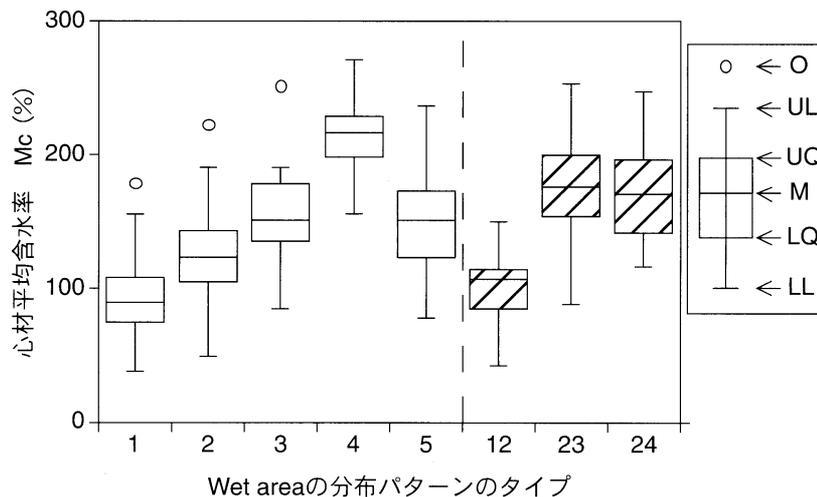


図-3.21 Wet areaの分布パターンのタイプごとの心材平均含水率の頻度分布を示す箱ひげ図

O: アウトライヤー, UL: 上限最大値 (上限値以下のデータの最大値), UQ: 上位四分点,

M: メディアン, LQ: 下位四分点, LL: 下限最小値 (下限値以上のデータの最小値)。

上限値と下限値は以下の式で求めた: 上限値 =  $UQ + 1.5 (UQ - LQ)$ , 下限値 =  $LQ - 1.5 (UQ - LQ)$ 。

水戸品種では, 全乾法による樹幹内の試料採取高ごとの心材平均含水率の樹高方向での変化(第二章2-3-2参照)と軟X線法による樹幹内の試料採取高ごとのwet areaの分布パターンの樹高方向での変化の両方の観察を行った。心材平均含水率の樹高方向の変化のパターンは, wet areaの心材中での面積割合の樹高方向での変化とよく適合していた。たとえば, 図-2.4のH2と図-3.14は同一個体であるが, 心材含水率の樹高方向変化と心材中でのwet areaの面積割合の変化はよく一致している。

以上, 軟X線法と全乾法による含水率の心材内での分布パターン, 心材平均含水率と心材中でのwet areaの面積の割合はおおむね一致した。さらに, wet areaの分布パターンのタイプ分けで, ある程度の精度で心材平均含水率を推定することができた。

微小ブロック(本章3-2-4)の含水率を表-3.5と図-3.22に示す。辺材やwet areaではMcもMsも高い値を示し, Mcの変動が大きかったのに対して, Msの変動は小さかった。第二章2-3-5で述べたとおり, 飽水を若干下回る程度の水分状態にあるときは, Mcは密度に依存して変動すると考えられる。辺材およびwet areaの水分状態は飽水を若干下回る程度であった。白線帯早材とdry areaは同様なMcとMsを示した。Dry areaの方が若干大きな変動を示した。Moderate moisture areaはdry areaとwet areaの中間的な値を示し, McもMsも大きな変動を

示した。白線帯晩材では、 $Mc$ は白線帯早材と同様の値を示したが、 $Ms$ ははるかに大きな値を示した。白線帯早材の含水率は、 $Mc$ で70%以上であり、これは明らかに繊維飽和点 (FSP) を超える値であった。なお、サンプリング時に晩材だけを含まずブロックを取り出すのは非常に困難であるので、白線帯晩材としたブロックには幾分早材も含まれていたと考えられる。

表-3.5 辺材・心材・白線帯別に採取した微小ブロックの含水率

部位	試料数	$Mc$ (%)		$Ms$ (%)	
		平均	標準偏差	平均	標準偏差
辺材	6	299.1	73.6	92.3	2.5
白線帯 早材	5	70.1	13.1	17.4	2.2
白線帯 晩材	5	78.8	19.2	77.1	11.8
心材 dry area	4	63.4	23.2	15.9	3.3
心材 moderate moisture area	5	90.8	39.2	29.5	12.9
心材 wet area	10	211.2	33.7	89.1	7.1

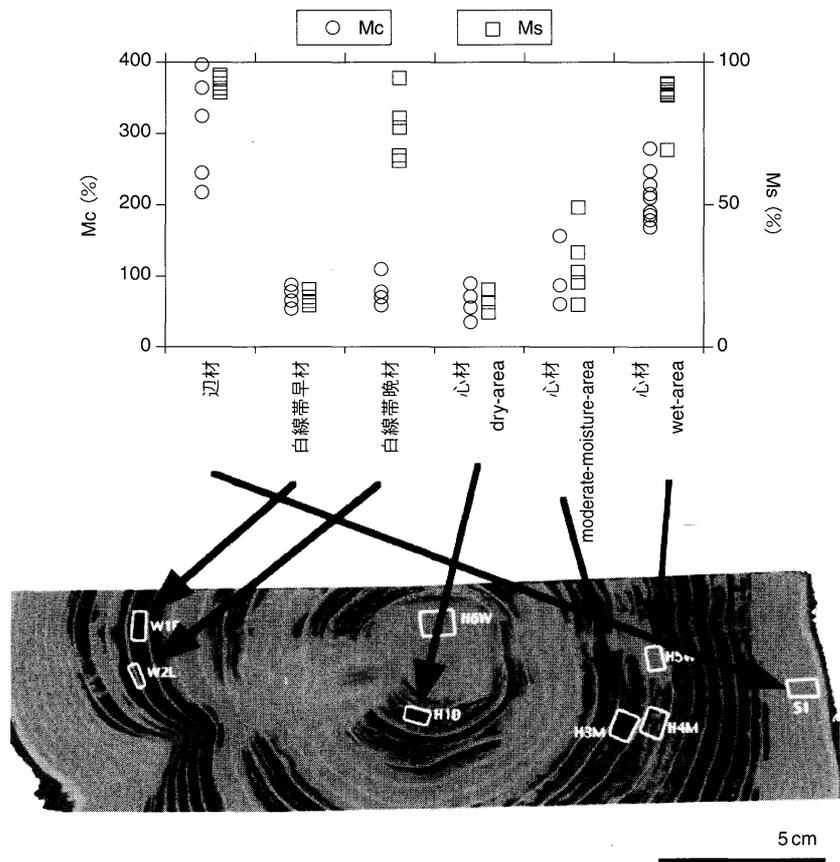


図-3.22 微小試験体の含水率 ( $Mc$ と $Ms$ )

図の下の写真は微小試験体を採取した部位の例を示す。

### 3.3.7 遺伝的系統間での水分分布の違い

図-3.23~26は、同一クローンの複数個体の水分分布を示している。図-3.23~3.25のように、一般に、同一の遺伝的系統の個体間では似たような水分分布の個体内変化を示す場合が多く認められた。しかし、図-3.26のように、同一クローンでもかなり異なる水分分布を示す場合も存在した。

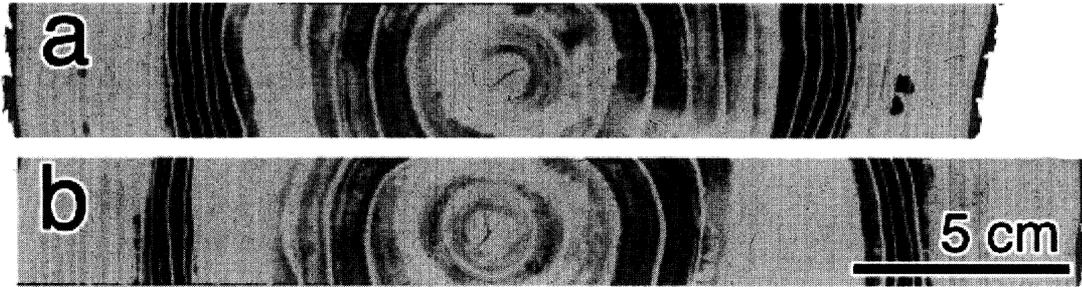


図-3.23 同じクローンの2ラメートのX線写真

h = 約2.0 m, 双葉1号。a: 試料11-668, HMc = 189%。b: 試料11-669, HMc = 196%。

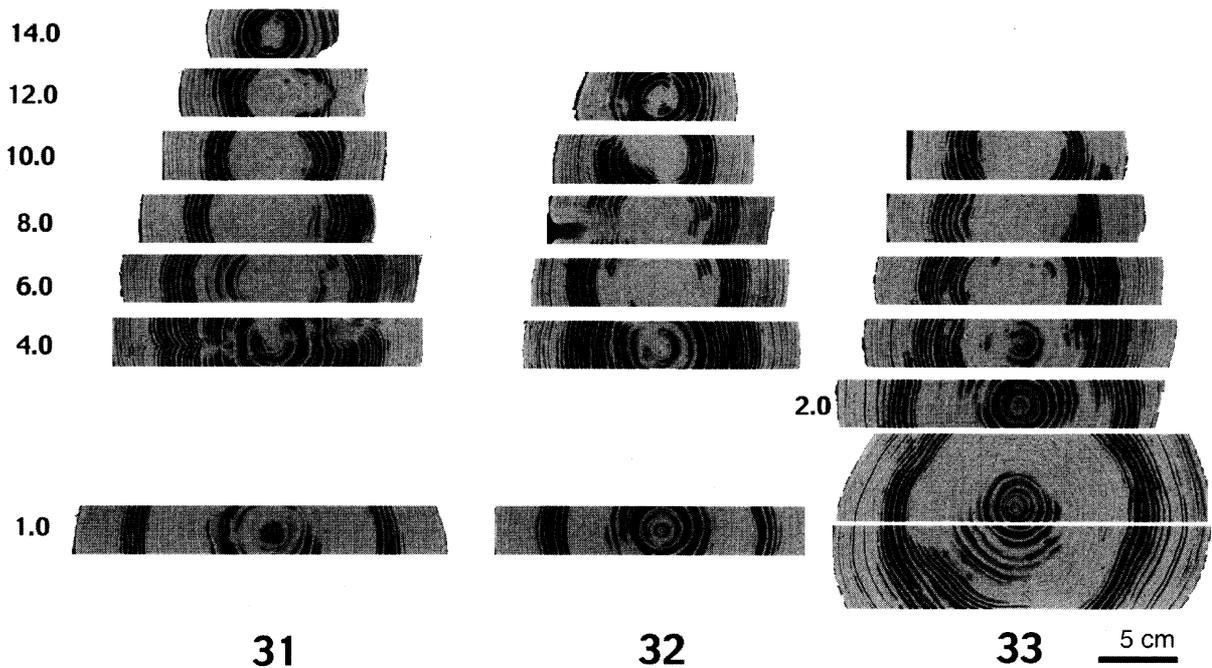


図-3.24 個体内の地上高によるwet area分布の変異とその遺伝的系統内個体間差

Wet areaの分布は個体間で似ている。供試木31, 32, 33。岩瀬1号。

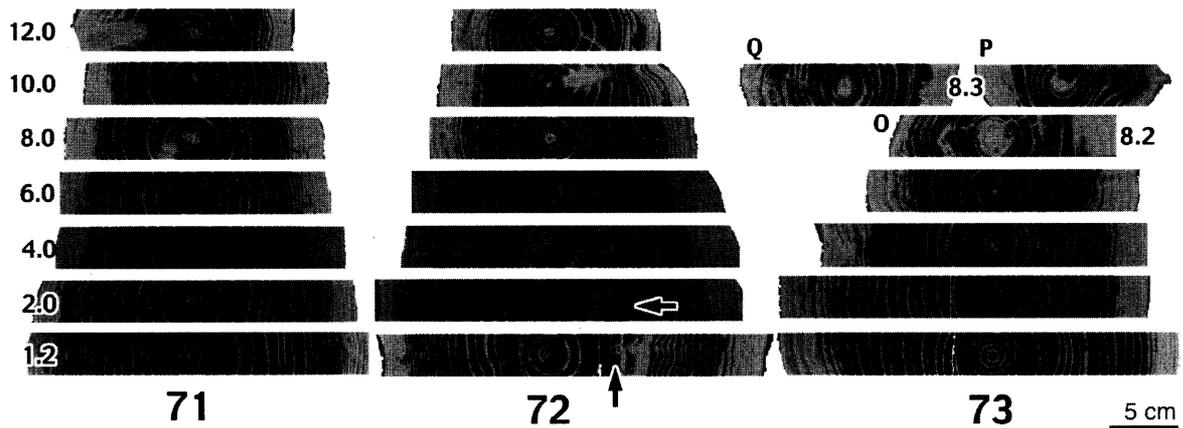


図-3.25 個体内の地上高による wet area 分布の変異とその遺伝的系統内個体間差  
 どの個体もほとんど wet area が無い。供試木 71, 72, 73。郷台 1 号。個体 72 の矢印はスギ  
 カミキリの食害に起因する腐朽部分。地上高 8.3 m の試料 P と Q は、試料 O (地上高 8.2 m)  
 のすぐ上 (地上高 8.25 m) で分岐している二又のそれぞれから採取した。

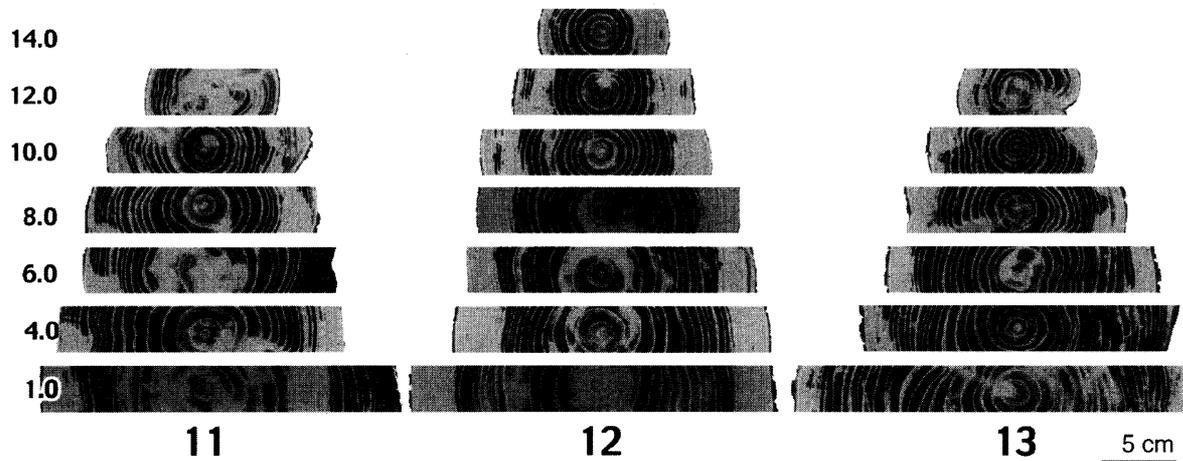


図-3.26 個体内の地上高による wet area 分布の変異とその遺伝的系統内個体間差  
 Wet area の分布は個体間で違う。試料 11, 12, 13。若松 2 号。

水戸クローン 1 では、クローン内 2 個体を供試したクローンが 283 クローンであった。このうち、91 クローン (32%) で同じ wet area 分布タイプを示した。73 クローン (26%) では違うタイプを示したが、似たタイプであると考えられる (たとえば、タイプ 2 と 1/2, タイプ 2/3 と 4, タイプ 2/4 と 4 など)。76 クローン (27%) では、2 個体のうち片方がタイプ 5 でもう片方が別のタイプであった。タイプ 5 は、他のタイプと異なり不規則分布する wet area で定義されるものである。43 クローン (15%) では、全く異なったタイプを示した。クローン内 3 個体を供試したクローンは 5 クローンであったが、うち、4 クローンでは 3 個体中 2 個体と同じタイプを示し、もう 1 個体が別のタイプを示しており、1 クローンでは 3 個体中 3 個体とも異なったタイプを示した。1 クローンのみクローン内 4 個体供試したが、4 個体とも異なるタイプを示した。以上の結果を総合すると、クローン内の個体間で心材水分分布は同じとは限らないが似ていることが多いと結論できる。

水戸品種と水戸クローン2では、1系統あたり原則3個体より樹高方向に複数の試料を採取して、wet areaの面的分布の樹高方向の変化、すなわち、wet areaの樹幹内三次元分布を観察した。図-3.24~3.26に示した様に、X線写真を並べて観察して遺伝的系統内の個体間の差を検討した。それぞれの試料採取高での個体間比較と、X線写真を並べた時の主観的な印象によって個体間の類似性を決定し、個体間差大、中、小を遺伝的系統ごとに決定して表-3.4に示した。水戸品種の19品種中8品種と水戸クローン2の12クローン中5クローンについては、wet areaの三次元分布が同一遺伝的系統内の個体間で「似ている」と判断した。このような遺伝的系統を表-3.4では個体間差が「小」とした。たとえば、図-3.24では3個体とも樹幹下方(1.0 m)ではタイプ3に分類されたが、樹幹上方(10.0 m)ではタイプ4に分類され、中間部(4.0 m)では小さなwet areaのみ存在していた。いくつかの品種やクローンでは個体間の差が大きく、表-3.4では個体間差「大」とした。たとえば、図-3.26では水分分布に関しては個体間の共通性は認められない。供試木番号11では、全ての試料で不規則分布するwet areaが観察され、1, 6, 12 mからの試料は典型的なタイプ5の水分分布が観察された。供試木番号12では、樹幹下部(1 m)ではタイプ2を示したが、樹幹上部(12, 14 m)ではwet areaは観察されず、樹幹中央部(4, 6, 8 m)は発達した不規則分布をするwet areaが観察された。供試木番号13では、小面積の不規則分布をするwet areaのみ観察された。クローン1(図-3.26)の個体間での差は、個体間差小のクローン(たとえば、図-3.24のクローン3)に比べてずっと大きいものであった。

アヤスギと郷台1号(図-3.25)では、樹幹内の位置に関わらず、wet areaはほとんど存在していなかった。ホンスギ、ホンナスギ、ハチロウスギのそれぞれ1個体も樹幹内にwet areaはほとんど存在していなかった。甘楽1号(図-3.15)、沼田2号、足柄下9号とクモトオシについては、樹幹下部では心材のほとんどがwet areaで占められていたが、樹幹中央部または上部では、下部に比べてwet areaの量は小さかった。

以上のとおり、本研究での観察の結果、生育環境を同じくする同一遺伝的系統の複数個体間で、心材における水分分布は一般的に似ている(ただし違う場合もある)という結論を得ることができる。

### 3.3.8 Wet areaの分布と材の変色および傷害や腐朽の関係

スギでは黒心とwetwoodの関係がしばしば指摘されるが(たとえば、藤岡・高橋 1918, 矢沢 1964)、本研究でも心材中でwet areaが存在している部分は濃い(多少なりとも黒い)心材色を呈する傾向を示した。しかし、濃い心材色を呈する部分(以下変色部とする)の分布とwet areaの分布を詳しく観察して比較すると、両者は必ずしも一致していなかった。図-3.27は、生材状態での光学写真とX線写真を示しているが、大きな矢印で示した部分で変色材部とwet areaが一致しているのに対し、アスタリスクで示した部分はwet areaであるにも関わらず、心材色は周囲のmoderate moisture areaと変わらない色調を示した。また、小さい二本矢印で示した部分は、周囲のmoderate moisture areaよりやや濃い色を示しているが、水分状態では明らかにwet areaと考えられる。本研究でも、いわゆるボタン材、すなわち不定形の黒色部が木口面であたかもボタンの花のように広がる変色材の一種(赤井 1978a, b, 伊藤・黒田 1993, 大迫ら 1972, 1974)、が観察された(図-3.28)。ボタン材でも不定形の黒色部とwet areaは常に一致していた訳ではなかった。このように、wet areaは必ずしも変色材ではないものと考えられる。一方、変色材部はwet areaである場合が多く観察された。

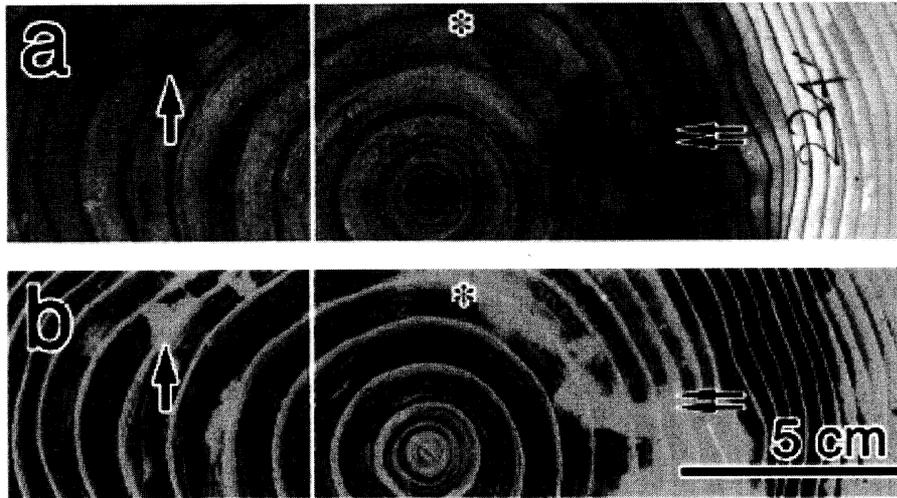


図-3.27 心材の黒色部分とwet areaの分布が一致していなかった試料  
 個体23, h = 2.0 m, 天竜11. a: 生材光学写真, b: X線写真。\*と二重矢印は黒  
 色部分とwet areaの分布が一致していない部分。矢印は黒色部分とwet areaの  
 分布が一致していた部分。

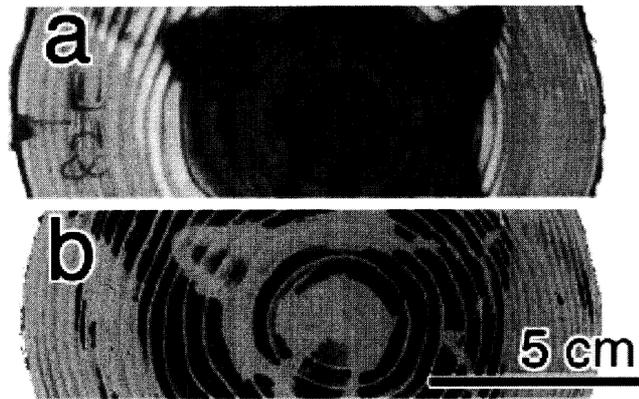


図-3.28 ポタン材

個体82, h = 8.1 m, 東白川5号。a: 生材光学写真, b: X線写真。

なんらかの原因による樹幹の損傷(たとえば, 成長錐を用いたサンプリング, 雪や風による枝や幹の折れ, 腐朽菌による樹幹の腐朽など)による傷害部の周囲に, wet areaが観察されることがあった。成長錐によるサンプリングによって辺材は著しい脱水を樹高方向に起こし, 傷害心材の形成が誘導される(矢沢ら1967)。この傷害心材の一部に, wetwoodの形成がしばしば観察された(図-3.2, 図-3.17)。この場合のwetwoodの発達にはさまざまなものが認められた。たとえば, 図-3.2ではwet areaは小さいが, 図-3.17では1.50 mでみられるように傷害心材部の大きな部分を占めていた。傷害部以外でのwetwoodの発達と傷害部付近でのwetwoodの発達は必ずしも関係が認められなかった。たとえば, 郷台1号の3個体(図-3.25)は, 本研究で最も心材中の水分が

少ないものといえる個体であったが、図-3.25の供試木番号72の矢印の付近や73の試料O, P, Qの髓の周囲ではwet areaが観察された。72の矢印はスギカミキリによる食害に起因すると思われる腐朽部で、腐朽部を取り囲む様にwet areaが存在しているのが認められた。73では試料Oのすぐ上部で幹折れに起因すると考えられる二又になっており、二又になる部分の近傍でwet areaが観察された。ボタン材は枝打ちや枯れ枝の存在と関係が深いと考えられているが(大迫ら 1972, 1974)、本研究でも図-3.28に示したように、ボタン材の特徴を示す不定形の変色と水分の集積が認められた。これらの傷害に関係すると考えられるwet areaは、一般に不規則分布を示した。

### 3.4 考察

軟X線法を用いて、樹幹の水平断面の水分分布を観察する試みは過去にも行われてきたが、本研究では多数の試料に適用し、スギ樹幹内の水分分布についてその変異を詳しく観察した。

水はX線をよく吸収するため、木材試料内に水が存在するとX線フィルム上で水の存在が観察可能である、というのが軟X線法の原理であり、本研究の結果のとおり水は可視化でき、フィルム上で白く観察される部分には水が存在していると考えられる。

フィルムの顕微鏡観察の結果、気乾材、白線帯、辺材の脱水部、心材のdry areaでは解像度は低いが、仮道管壁や放射組織が認識可能である一方、辺材のほとんど、心材のwet areaでは全く細胞壁が認識できなかった。水と同じく細胞壁もX線を吸収するが、細胞内腔に自由水が存在する場合、自由水によるX線吸収が細胞壁による吸収を上回る(または同等)ため細胞の輪郭が観察できないと考えられる。辺材では、肉眼でほぼ一様に白い部分で細胞の輪郭が観察される場合があり、この時放射方向に連続している場合が多く観察された(本章3-3-2, 図-3.6a)。これは放射方向におなじ放射列内の数個から十数個の仮道管が脱水している状態であると考えられる。この脱水を起こしている仮道管の割合はそれほど多くないが、辺材中でランダムに存在していた。この現象を以下「ごく小規模な脱水」と呼ぶ。心材のwet areaは、辺材よりもフィルムの肉眼観察でより白く観察されたが、これは辺材ではごく小規模な脱水が起きているのに対し、心材のwet areaでは脱水は起きていないためと考えられる。よって早材部において、フィルムの肉眼観察で白く観察され、フィルムの顕微鏡観察で細胞の輪郭が認められない部分の細胞内腔は自由水でほぼ満たされた状態であると考えられる。佐野(1996)、Utsumi *et al.*(2003)、永井ら(2004)は、針葉樹についてcryo-SEMを用いて仮道管内腔に存在する自由水を観察している。彼らの結果をまとめると、仮道管単位で自由水で満たされている仮道管と自由水がほとんどない仮道管が存在し、半分自由水で占められているような仮道管はほとんど観察されていない。自由水が、細胞壁に張りつくように存在しているのは観察されている。辺材では、仮道管1個が独立してまたは少数の固まりとなって脱水を生じている場合が認められている。白線帯(移行材)や心材の低含水率部には自由水で満たされた仮道管がいくつか集まって存在していることが観察されている。これら細胞レベルでの観察結果と本研究の結果を総合すると、以下の結論を得ることができる。

- 1) X線写真上で白く見えるX線吸収の強い部分では、仮道管内腔に自由水が存在している。自由水でほぼ満たされている仮道管とほとんど自由水がない仮道管が同時に存在している。
- 2) 辺材では、規模の小さい仮道管内腔からの脱水は頻繁に起っている。第二章で明らかにしたとおり、辺材の含水率はMsで100%となることがなく、飽水状態をやや下回るくらいの水分状態であると考えられた。この原因

として、第一に、「ごく小規模な脱水」の存在が挙げられる。第二に、ごく小規模な脱水よりも面積が大きくフィルムの肉眼観察で容易に認識できる「小規模な脱水（本章3-3-1）」が挙げられる。「ごく小規模な脱水」と「小規模な脱水」両方の存在のため $Ms$ は100%にはならないと考えられる。小規模な脱水の割合が大きい試料の $Ms$ はやや低めになり、小規模な脱水が認められない試料では辺材の $Ms$ は大きめとなった。小規模な脱水のほとんどおよびごく小規模な脱水の全部について、その脱水の原因は特定できなかった。何らかの原因で起きたこれらの脱水によって、 $Ms$ は100%にならない。ところで、同一放射列の複数の仮道管に連続してごく小規模の脱水が生じている場合が観察されたが、スギの早材部では接線壁上の有縁壁孔が非常にまれであるのにも関わらず放射方向に連続して脱水が生じている事実は非常に興味深い。

3) 年輪内のターミナル部では、白線帯であっても仮道管内腔に自由水が存在する可能性が高い。軟X線法の解像度はあまり高くないため、気乾材では早材では薄壁で放射方向径が大きい仮道管の輪郭が観察できるが、晩材では厚壁で放射方向径が小さいため、軟X線法の解像度では仮道管の輪郭が観察できない。細胞の輪郭が観察できなくなるのは早材と晩材の移行部のどこかであるが、生材では気乾材に比べて細胞の輪郭が観察できない部分の幅が常に広がった。また、生材ではターミナル部のX線吸収度（白さ）は辺材・心材・白線帯を問わずほとんど変化が認められなかった。一方、第二章で述べたとおり、白線帯の含水率は、常に繊維飽和点（FSP）より高く、平均値では95.7%（表-2.5）あるいは80.6%（表-2.6）という値を示した。第二章でも議論したとおり、白線帯と辺材の境界決定は難しいと考えられる。軟X線法での観察でも白線帯と辺材の境界の決定は難しいことが明らかとなった。この原因は、辺材から白線帯の移行が漸次的であるためと考えられる。本研究での軟X線法による観察では、イニシャル部から始まった脱水がターミナル部に向けて拡大すると考えられた。辺材から典型的白線帯への移行が数年輪にわたる場合は、特に、辺材中での小規模な脱水と、辺材と白線帯の移行の違いが判然とせず、境界決定が困難になると考えられる。第二章でも考察したとおり、辺材と白線帯の境界決定の難しさのため、白線帯としたブロックに辺材が混入している場合があり、白線帯含水率はFSPに比べ相当高くなると考えられる。このため、スギの白線帯含水率は他の樹種の心材含水率より高くなると考えられる。しかしながら、それだけの理由でこれほど高い含水率が出現するとは考えにくい。この白線帯含水率が高い事実とX線写真の顕微鏡観察の結果から、年輪のターミナル部においては白線帯でも自由水が存在するという可能性がある結論した。微小ブロックを用いた含水率測定の結果、白線帯の晩材の $Ms$ は辺材や心材のwet areaの $Ms$ とほとんど変わらず、飽水状態に近い値を示し、X線観察から得た結論を支持している。ところが本研究の結果と異なり、永井ら（2004）は、スギの水分状態をcryo-SEMを用いて観察しているが、白線帯ではほとんどの仮道管から自由水が失われていたのに対し、心材では晩材部に自由水が存在していることを観察している。

4) 白線帯早材にも自由水はある程度存在する。前述したとおり、白線帯の含水率がFSPより明らかに高い原因として、白線帯の境界決定の難しさとターミナル部における自由水の存在を挙げることができる。では白線帯早材（イニシャル部およびセンター部）には自由水は存在しているのだろうか？ 微小ブロックを用いた含水率測定の結果（表-3.5, 図-3.22）、白線帯早材の含水率はFSPに比べて明らかに高い値を示した。軟X線法で白線帯に認められた斑点上の小さいX線吸収部（本章3-3-1）およびX線フィルムの顕微鏡観察で認められた小面積の白い雲状の部分（本章3-3-2）は、内腔が自由水で満たされた仮道管の集合体であると考え、白線帯早材の含水率がFSPに比べて高いことを説明できる。

心材ではwet areaの分布を観察することにより、分布パターンのタイプ分けを行った。Wet areaの割合の変動とブロック含水率の変動はよく一致し、wet areaの分布パターンのタイプ分けによりある程度心材平均含水率の推定ができると考えられた(本章3-3-5)。Wet areaがどのように心材の中で分布しているかによって、心材の含水率の変動の原因を説明することができる。Moderate moisture areaにおける自由水の割合あるいは水分の小斑点の割合の変動も含水率の変動要因となると考えられる。しかしながら、moderate moisture areaといってもその水分状態は様々で、含水率も大きく異なる。そこでwet areaの分布を用いることで水分分布を記載することが妥当であると結論した。

Wet areaの個体内分布は個体によって大きく異なっていたが、遺伝的系統内の個体間では似ていた。よってwet areaの分布パターンは遺伝的な形質であると考えられる。Wet areaの分布パターンとして、規則分布および不規則分布の二種類が観察された。この二種類は、同一試料内で混在している場合がしばしば認められた。遺伝的系統内の個体間で異なるタイプのwet area分布パターンが観察された場合、不規則分布を考慮せず、規則分布のみの分布パターンを比較すると個体間が似ていると結論できる場合が存在した。この二種類のwet area分布パターンについては、第七章でさらに詳しく考察する。

Wet areaの分布パターンを軟X線法によって観察した結果は、定性的であり、定量化がほぼ不可能である。藤澤ら(1989)は、軟X線法で生材を撮影したフィルムを軟X線デンストメトリ法で測定することにより、定量測定を行った。この方法は非常に煩雑で多量の試料について行うことは実際的ではない。なぜならば、この方法では、自由水を含む生材の密度と気乾状態の木材実質の密度を比較して含水率を決定するが、生材から気乾への含水率調整を行うと同時に試料の収縮がおり、しかも放射方向と接線方向の異方性の存在、異方性と収縮率の個体内変異(主として、放射方向に密度とマイクロフィブリル傾角の変異が存在するためと考えられる)が存在するため、年輪界を指標として修正を細かく行わなければならない、結果として測定の手間は非常に煩雑になる。一方、全乾法は定量的であり、たとえば、環境要因と遺伝的要因を実験計画法に基づいて解析することが可能であり、この点では軟X線法より優れていると言える。ところが、全乾法は平均含水率を扱う上では定量的ではあるが、含水率の放射方向分布をみた場合は定性的になり、軟X線法が面的な観察であるのに対して、線的な観察になるため、この点では劣る。含水率の放射方向分布をみようとする場合、全乾法ではブロックの数の増加とともに測定の手間が増えるため、得られる情報量と比較すると、軟X線法の方が迅速により質の高いデータを得ることができる。平均含水率はあくまでも平均であり、第二章での考察のとおり、同じ平均含水率でもその水分分布パターンによって心材の水分状態は大きく異なると評価できるため、含水率の放射方向分布または面的な水分分布を把握するべきである。また、wet areaの規則分布と不規則分布を見分けるためには軟X線法のような面的観察が必要である。これらを総合すると、軟X線法は高解像度のデータを採取することのできる高効率で、全乾法に比べてより優れた方法であると結論できる。定量化が必要な場合は、全乾法による平均含水率の測定と併用すればよいであろう。

本研究の結果および既報の結果によれば、スギでは辺材と心材の間に白線帯が存在する。この白線帯の含水率は低く、白線帯のうちでも内方すなわち心材の付近では早材にはほとんど自由水は存在していない。白線帯は樹幹内で辺材と心材の間に常に存在し、白線帯を介さずに辺材と心材が直接接している部分を観察することはできなかった。本研究で観察した樹幹ではすべて白線帯が観察されたことより、すべての心材は過去に一度は白線帯の状態を経験していると考えられる。白線帯の特徴である、少なくとも早材部のほとんどでは自由水が存在しないという事実から、心材に存在する早材部での自由水はほとんど、心材が形成されてからあるいは同時に、どこからかやってきて心材の仮道管内腔に再侵入したものであることが明らかである。一部例外的に節の付近で心材と辺材が接しているように見える部分、または心材の形が不整であるために、自由水が存在していると考えられる晩材で辺材と心材の自由水が連絡している可能性が認められた(心材と白線帯の境界および辺材と白線帯の境界が年輪界を横切っている場合、図-3.17, 3.28など)が、これらはきわめて限定的であり、心材全体におよぶこともあるwetwoodへの水の浸入経路としては考えにくい。すなわち、未知のメカニズムによって未知の経路をたどって水分は心材に再侵入していると考えられる。心材化と水分の再侵入の関係については、第七章7-3でも議論する。

心材と白線帯の境界は心材色で決定するので辺材と白線帯の境界よりはるかに決定が容易である。しかし、薄い心材色を呈する部分の存在により、厳密な決定が困難な場合が見られた。Nobuchi *et al.* (1982) が述べている「transition zone」は、本研究での「薄い心材色を呈する部分」に相当すると考えられる。この薄い心材色を呈する部分は白線帯と心材の移行部とも考えられる。薄い心材色を呈する部分は心材の水分分布のパターンとは関係なくほぼ全ての試料で観察され、ここではwet areaは観察されなかった。典型的なwet areaの分布パターンのType 4を示す試料では、薄い心材色を呈する部分のすぐ内側で典型的なwet areaが観察された(図-3.13)。薄い心材色を呈する部分の心材色が髄側に徐々に濃くなっていくことと考えあわせると、薄い心材色を呈する部分で心材色の着色が進行し、心材化の最終段階として仮道管に水が再侵入するとも考えられる。

第三章に記述した研究結果より、以上のような考察を行った。第二章では説明できなかった、心材の含水率の変動は心材中におけるwet areaの分布の変動により説明することができた。よって、スギの含水率変動をもたらす三つの要因をすべて説明することができた。Wet areaは、心材中で水分が集積している部分であり、wet areaの分布パターンの観察はすなわちwetwoodの出現の仕方を観察していることになる。しかしながら、wet areaの分布がどのように決まるか、なぜ一度脱水を起こした仮道管に自由水が再侵入するののかの2点については、wet areaの分布の仕方が遺伝的形質であること(ゆえに、仮道管への自由水の再侵入が遺伝的に制御されていると考えられる)以外、明らかにできなかった。第四章以降で記述する結果と合わせ、第七章7-3では上記の二つの疑問点に対して考察する。

## 4 軟X線法によるスギ以外の針葉樹の水分分布の観察

### 4.1 はじめに

第二章と第三章で、スギの心材における水分分布を把握し、大きな変動が存在することを明らかにして、さらに遺伝的系統内では水分分布が似ていることを明らかにした。この結果をふまえてさらに考察を加えるために、第四章では、他の針葉樹について水分分布を観察し、考察する。第二章および第三章ではスギのみを扱ったが、心材に水分が集積する現象、すなわちwetwoodは他の樹種でもしばしば観察されている(たとえば, Hartley et al. 1961, Ward & Pong 1980, Ward & Zeikus 1980)。Wetwoodの存在はこれまでにいろいろな樹種で報告されているが、詳しく心材中の水分分布を観察した例は少ない。第三章で明らかにしたとおり、あるいは既報(今・深沢 1985, Sano & Fukazawa 1990, Sano et al. 1995)でも、軟X線法が樹木の水分分布の研究において非常に強力な武器であるにも関わらず、軟X線法の適用は非常に限定された樹種にとどまっている。

Wetwoodの出現には種間または属間での差が大きいことが知られている(矢沢 1964, Ward & Pong 1980)。この種間または属間差の存在は、wetwoodの形成が遺伝子の支配を受けていることを示していると考えられる。また、種間または属間に存在する様々な形質の違いがwetwoodの形成に影響を与えている可能性がある。他の針葉樹における水分分布の詳細な観察とスギとの比較によって、スギのwetwoodの形成に関する考察が可能である。これまでにwetwoodに関する報告がほとんどない樹種を含む、広範囲の分類群に含まれる針葉樹11種の水分分布を軟X線法で観察した(中田 2004, Nakada 2006)。

### 4.2 材料と方法

茨城県水戸市の林木育種センター樹木園ならびに精英樹クローン集植所から表-4.1に示した11樹種15個体を供試した。スギとならぶ日本を代表する造林樹種であるヒノキについては2個体、wetwoodをもつとされている樹種である(Ward & Pong 1980, Ward & Zeikus 1980) ストローブマツでは4個体を供試し、かつ複数の地上高からX線試料を採取した。モミもwetwoodをもつと考えられる樹種であり(矢沢 1964)、かつモミ属の他種もwetwoodをもつとされている(Ward & Pong 1980, Ward & Zeikus 1980, 石田 1986)ので、1個体の複数の地上高から試料を採取した。1995年と1996年の秋または冬に供試木を伐採し、表-4.1に示した樹幹内の位置から10 cm厚さの円盤を採取し、冷凍保存後随時取り出して5 mm厚さの木口面のX線撮影用試料を採取した。X線撮影条件は、第三章3-2-5および表-3.3の水戸クローン2と同じである。ここでは、スギでの最適条件をそのままあてはめて撮影を行ったため、一部の樹種にとっては最適条件ではない場合もある。ダグラスモミとシトカスプルスでは晩材の密度および晩材率が高く、このため、もしwet areaが存在していたとしてもその存在がややわかりにくかったと考えられた。また、垂直樹脂道をもつ樹種では、樹脂道内容物がX線を吸収するので、樹脂道の存在も水分分布の観察に影響を与える。X線試料と隣接する部位から高さ2 cm幅2 cm程度のストリップを切り出し、さらに髄から1 cm毎に割りとって生材重量を測定し、のち乾燥重量を測定して含水率( $Mc$ )を求めた。ただし、メタセコイアでは髄から2 cm刻みにブロックを採取した。ヒノキでは地上高0.3 m、ストローブマツおよびモミでは胸高部付近の試料を1個体のみから採取して含水率を求めた。

なお、これらの供試木のうち、S1, O1, O2, O4, O5, O6, O8, O9は別の目的(藤井・中田 2000)のため、伐採前に形成層を傷つけるナイフ処理を行った。O8のシトカスプルス(後述)を除くとナイフ処理による水分分布への影響は特に認められなかった。

表-4.1 スギ以外の針葉樹のwetwood観察 供試木および結果一覧

供試木 記号	和名	学名	クロー 名	科名	胸高直径 (cm)	樹高 (m)	植栽年	伐採日	円盤採取高 (m)*3	含水率 (%)		Wetwood の存在*5
										辺材	心材	
O1	メキシコイトスギ	<i>Cupressus lusitanica</i> Mill.		Cupressaceae	28.0	13.2	1962	1996/1/23	1.0	152	47	-
H18	ヒノキ	<i>Chamaecyparis obtusa</i> (Siebold & Zucc.)	中11号	Cupressaceae	22.2	13.0	1961*1	1995/10/17	0.3, 1.2, 3.5, 5.5, 9.5	166	42	-
H25	ヒノキ	<i>Chamaecyparis obtusa</i> (Siebold & Zucc.)	中9号	Cupressaceae	22.6	14.0	1961*1	1995/10/16	0.4, 1.2, 3.5, 5.5, 9.5			-
O2	ヌマスギ	<i>Taxodium distichum</i> (L.) Rich.		Taxodiaceae	30.2	14.7	1962	1996/1/23	1.2	195	122	+
O3	タクソディウム ディスティクム ヌタンス	<i>Taxodium distichum</i> var. <i>nutans</i> Sweet		Taxodiaceae	30.2	不明	1958	1996/1/23	*4	224	214	+
O4	メタセコイア	<i>Metasequoia glyptostroboides</i> Hu & W.C.Cheng		Taxodiaceae	35.0	23.9	1962	1996/1/23	1.2	237	215	+
O5	コウヨウザン	<i>Cunninghamia lanceolata</i> (Lamb.) Hook		Taxodiaceae	32.0	16.9	1958	1996/10/23	1.2	210	137	+
S1	ストロブマツ	<i>Pinus strobus</i> L.		Pinaceae	26.8	16.5	1958	1996/10/23	0.0, 1.4, 3.4, 5.4, 7.4	180	159	+
S2	ストロブマツ	<i>Pinus strobus</i> L.		Pinaceae	25.0	13.4	不明*2	1996/10/21	0.2, 2.2, 4.35			+
S3	ストロブマツ	<i>Pinus strobus</i> L.		Pinaceae	38.6	17.3	不明*2	1996/10/21	0.0, 2.0, 4.5			+
S4	ストロブマツ	<i>Pinus strobus</i> L.		Pinaceae	22.6	14.6	不明*2	1996/10/21	0.9, 2.5			+
O6	ダグラスモミ	<i>Pseudotsuga menziesii</i> (Mirb.) Franco		Pinaceae	29.2	16.1	1958	1996/10/23	1.3	132	37	-
O7	ドイツトウヒ	<i>Picea abies</i> (L.) H.Karst.		Pinaceae	26.8	11.9	1958	1996/10/21	1.6	209	44	+
O8	シカスプルー ス	<i>Picea sitchensis</i> (Bong.) Carrière		Pinaceae	24.8	10.4	1958	1996/10/23	1.3	95	41	-
O9	モミ	<i>Abies firma</i> Siebold & Zucc.	糸原1号	Pinaceae	26.4	16.0	1958	1996/10/23	0.4, 1.3, 6.0, 10.0	196	183	+

- \*1 植栽年が不明なので増殖年（つぎ木）を記した。
- \*2 植栽年が不明だが、おそらくS1と同じだと思われる。
- \*3 採取高0.0mとは伐根より採取したことを示す。
- \*4 地上高1.0から3.0mで採取した丸太の一部で正確な高さは不明
- \*5 本研究でwetwoodが存在すると結論した個体は+, 存在しないと結論した個体は-とした。

スギの樹幹内水分分布の変異とその変動要因に関する研究

### 4.3 結果

図-4.1から4.11に、胸高部付近から採取した木口面試料の生材X線写真と、X線写真用試料に隣接する部位の生材含水率の放射方向分布を示した。辺材および心材の平均含水率を表-4.1に示した（白線帯を含むブロックは除いた平均値）。ヒノキ、ストロブマツ、モミについては複数地上高から採取した試料の生材X線写真を図-4.12から4.14に示した。以下に心材などの色について言及する場合はすべてX線撮影用試料調整直後の観察結果である。白線帯の存在については、X線試料の肉眼観察に基づいて記載した。また、bacterial wetwood (Partridge 1998, Xu *et al.* 2001)の特徴の一つとしてよく挙げられる臭いについても生材含水率測定時にブロックごとに確認した。

#### メキシコイトスギ *Cupressus lusitanica* Mill (図-4.1)

本供試個体は、3本の株立ちのうちの主幹（もっとも太い幹）であった。株立ちのため偏心成長しており、おそらく株立ちの影響と思われる腐朽部（矢頭）が観察された。

腐朽部は髓付近にあり、図-4.1の右側には変色部が認められた。辺材と心材の間には、幅の狭い白線帯（移行材）が明瞭に認められた。明らかなwetwoodは認められず、心材中では点状に水が存在する小班が存在し、スギでのmoderate moisture areaに相当すると考えられる部分が心材の大部分を占めていた。心材の平均含水率は47%と低い値を示した。辺材では原因不明の小規模な脱水部が点在して観察された。

辺材はほとんど無臭であり、腐朽部以外の心材は「よい」と感じられるような臭いであったが、腐朽部では腐敗臭が認められた。

#### ヒノキ *Chamaecyparis obtusa* (Siebold & Zucc.) Endl. (図-4.2, 4.12, 4.15)

心材で含水率が低く、辺材で高い、針葉樹の水分分布パターンとして典型的とされる水分分布を示した。心材中では試料採取高に関わらず（図-4.12）、大面積のwet areaは認められなかったが、ごく狭い面積のものは認められた（図-4.15矢印）。明瞭な白線帯が認められた。辺材ではX線吸収はほぼ一様で、水分状態はほぼ飽水状態であると考えられた。

いわゆるヒノキの香りが認められた。

#### ヌマスギ *Taxodium distichum* (L.) Rich. (図-4.3)

本種はラクウショウとも呼ばれる。髓付近にごく小規模の腐朽が認められた。明瞭な白線帯が認められた。心材外側の放射方向の幅3 cm程度は心材色が中心部にくらべてピンク色を呈していた。接線方向に連続した明瞭なリング状のwet areaが認められた。リング状のwet areaは多数存在し、節の付近で放射方向に連続するwet areaでつながっていた。Wet areaのリングは年輪に沿っているわけではなく、年輪境界と交差する場合が多く認められた。放射方向にみると、wet areaとdry areaが交互に出現しているようであり、放射方向での含水率の変異はブロックに含まれるwet areaの割合で変動すると考えられた。辺材ではX線吸収はほぼ一様で、水分状態はほぼ飽水状態にあると考えられた。

髓近辺ではかなり強い発酵臭、その外側ではソーセージに似た弱い腐敗臭、心材のもっとも外側では臭いは少なかった。

タクソディウム・ディスティカム・ヌテンス *Taxodium distichum* var. *nutans* Sweet (図-4.4)

本種の英名はpond cypressであり、ヌマスギの変種である(朝日新聞社1994-1997)。明瞭な白線帯が認められた。本供試木では心材のほぼ全域がwet areaであり、スギでのType 4と同じ水分分布を示した。含水率も214%と高い値を示した。髓付近では生材重量測定時に心材水分が液体として析出してきた。辺材ではX線吸収はほぼ一様で、水分状態はほぼ飽水状態であると考えられた。

心材では強い、乳酸発酵臭が混じった酢酸臭があり、特に髓近辺の直径2 cmほどでは特に強い臭いを示した。

メタセコイア *Metasequoia glyptostroboides* Hu & W. C. Cheng (図-4.5)

髓付近の心材中心部では心材色の着色が弱く、辺材との区別が難しかった。その外側はやや着色していた。あまり明瞭ではない白線帯が存在していた。多数の細い接線方向に連続するリング状のwet areaが存在し、これが密集しているために心材の多くの部分がwet areaに占められていた。辺材では小規模な脱水部の他はほぼ飽水状態であると考えられた。

髓付近では弱い腐敗臭、その外側は弱い良い香り、図の右側の心材外側は無臭であった。

コウヨウザン *Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook (図-4.6)

辺材と心材の色調の差は不明瞭で、明瞭な白線帯は存在しなかった。接線方向に連続したリング状のwet areaが認められた。リング状のwet areaの幅は様々であった。リング状のwet areaは基本的に年輪界と平行に存在していたが、年輪界と交差することもあった。髓付近にはwet areaはほとんど存在しなかった。

心材はやや刺激的な「よい」臭いがした。

ストロブマツ *Pinus strobus* L. (図-4.7, 4.13)

全ての試料でwetwoodが観察された。白線帯は全ての試料で存在したが、一部明瞭ではない場合も観察された。心材の最外周にピンクから赤い帯状の部分が存在した。図-4.7の試料の水分分布はスギのType 3と同様であった。個体間および個体内地上高間(図-4.13)での水分分布パターンは、スギと同様に様々であった。辺材では、X線吸収はほぼ一様で、水分状態はほぼ飽水状態であると考えられた。X線写真上で軸方向樹脂道が確認できた。

材の臭いは一般的にヤニ臭いが、wet areaではやや「よくない」臭いであった。

ダグラスモミ *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco (図-4.8)

心材にはwet areaが認められなかった。心材含水率は37%であり、11種中もっとも低い値を示した。心材最外層にピンク色の帯状の部分の部分が認められた。不明瞭な白線帯が存在した。辺材では小規模な脱水部の他はほぼ飽水状態であると考えられた。髓付近からは試料採取中にヤニが吹き出してきた。

臭いは弱いヤニの香り。髓付近ではヤニの量が多く、強いヤニ臭が感じられた。

ドイツトウヒ *Picea abies* (L.) H. Karst. (図-4.9)

心材の含水率測定部分はおおむねdry areaとmoderate moisture areaで占められていたため、心材含水率は低い値を示した。図の左側の部分には、moderate moisture areaとごく小面積のwet areaが存在していた。しかし、辺材とはっきり離れて、比較的大面積のスポット状のwet areaが認められた(写真下方)。このスポット状のwet areaは、試料がやや乾いた状態でも明らかに辺材とその色調が異なり、ややくすんだ色を呈していた。本種は淡色心材樹種であり、白線帯の存在は確認できなかったが、スポット状のwet areaと辺材の間には明瞭な脱水部が認められ、この脱水部を白線帯と考えることも可能である。辺材では、ほぼ様なX線吸収が認められ、水分状態はほぼ飽水状態であると考えられた。

ほとんど無臭。ただしwet areaはなんともいえない「よくない」臭いが感じられた。

シトカスプルー *Picea sitchensis* (Bong.) Carrière (図-4.10)

Wet areaは認められず、心材含水率も低い値を示した。本種は着色心材を持つとされているが、心材色は淡色であり、本研究の供試木では特に心材色が不明瞭であった。淡色心材である上に、辺材に著しい脱水が認められ、このため特に図の左側では辺材・心材境界が決めにくかった。白線帯は認められなかった。心材でやや着色が認められたが、その境界ははっきりしていなかった。

辺材で認められた著しい脱水はナイフ処理(藤井・中田2000)のために、胸高付近の外樹皮を全て除去したためかもしれない。本種は外樹皮が特に硬く、ナイフ処理を行うためには外樹皮の全てと内樹皮の一部を除去する必要があった。

心材は無臭、辺材はやニ臭。

モミ *Abies firma* Siebold & Zucc. (図-4.11, 4.14)

1.3 m部位では樹幹外側と樹幹内側にほぼ飽水状態であると考えられる部分が観察され、外側と内側の間に、明瞭な水分の少ない部分が観察された。このため、本種は淡色心材を持つにも関わらず、樹幹外側の飽水部を辺材、内側の飽水部を心材と判断し、中間の脱水部を白線帯と考えると、白線帯は存在したということになる。地上高1.3 mでは辺材、心材、白線帯は明瞭に認められたが、6.0 mでは1.3 mに比べ白線帯の幅が狭かった(図-4.14)。0.4 mでは白線帯は認められたものの、不明瞭(脱水が完全ではない)でかつ幅が狭かった。心材中の水分分布は地上高によって異なっており、10.0 mでは小面積のwet areaが認められるのみであった。辺材ではほぼ様なX線吸収が認められ、ほぼ飽水状態であると考えられたが、比較的面積の大きい小規模な脱水部が存在していた。

地上高0.4 mの心材部に、軽微な目回りと放射割れが存在(図-4.14)しており、この部分は軽い腐敗臭を呈していたが、他の心材は無臭であった。

図-4.1～4.11 生材X線写真と含水率の放射方向分布

X線写真の直近から採取した髄を通る幅2 cmのストリップから放射方向に1 cm刻み（図-4.5のみ2 cm刻み）に割り取ったブロックの含水率（ $M_c$ ）をプロットした。X軸の数字は髄からの距離（cm）、Y軸の数字は含水率（%）。写真とプロットのスケールは一致している。

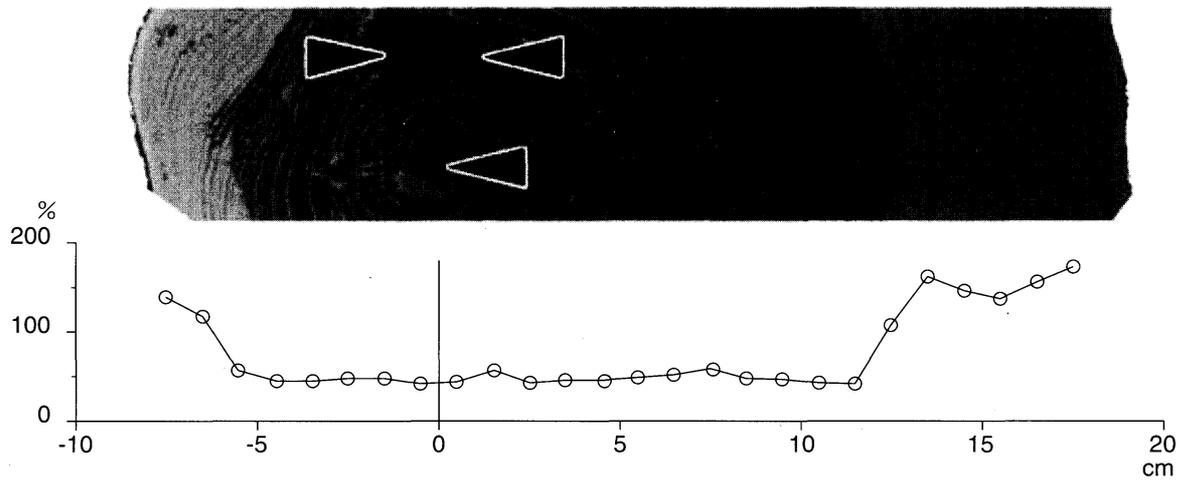


図-4.1 メキシコイトスギ

矢頭：腐朽部。

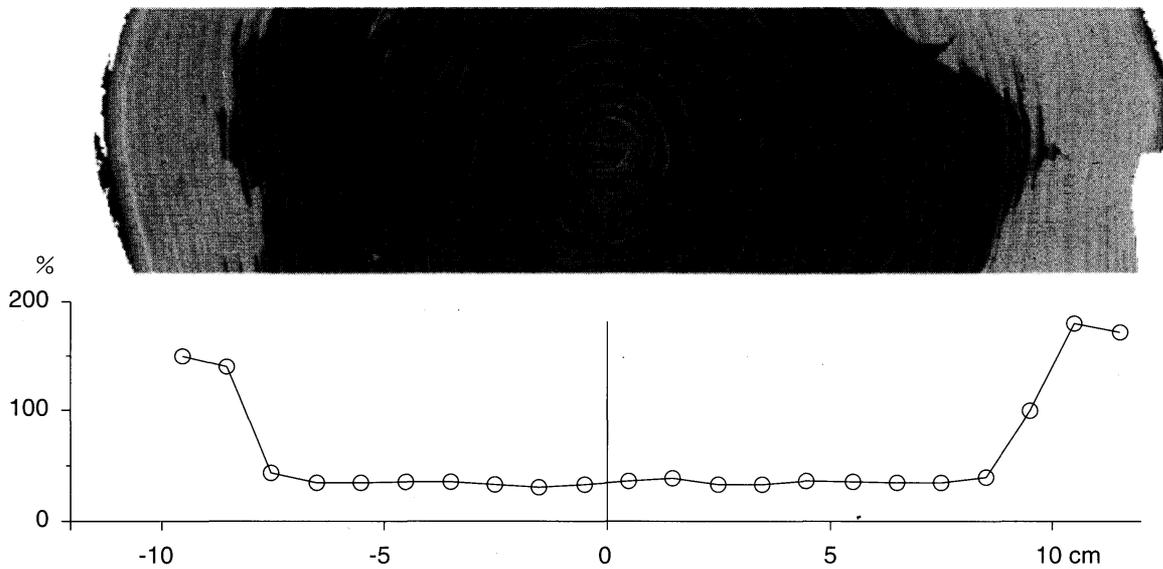


図-4.2 ヒノキ

供試木H18。

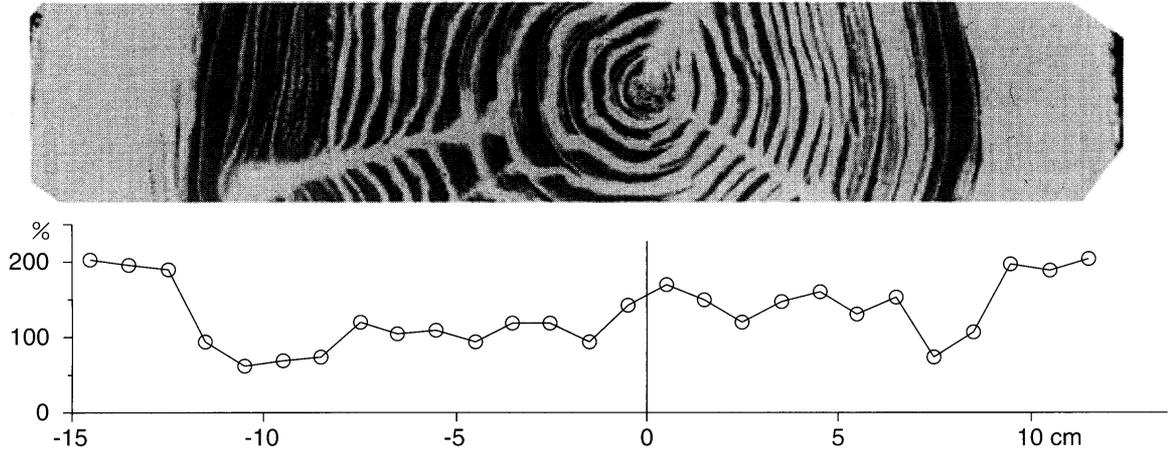


図-4.3 ヌマスギ

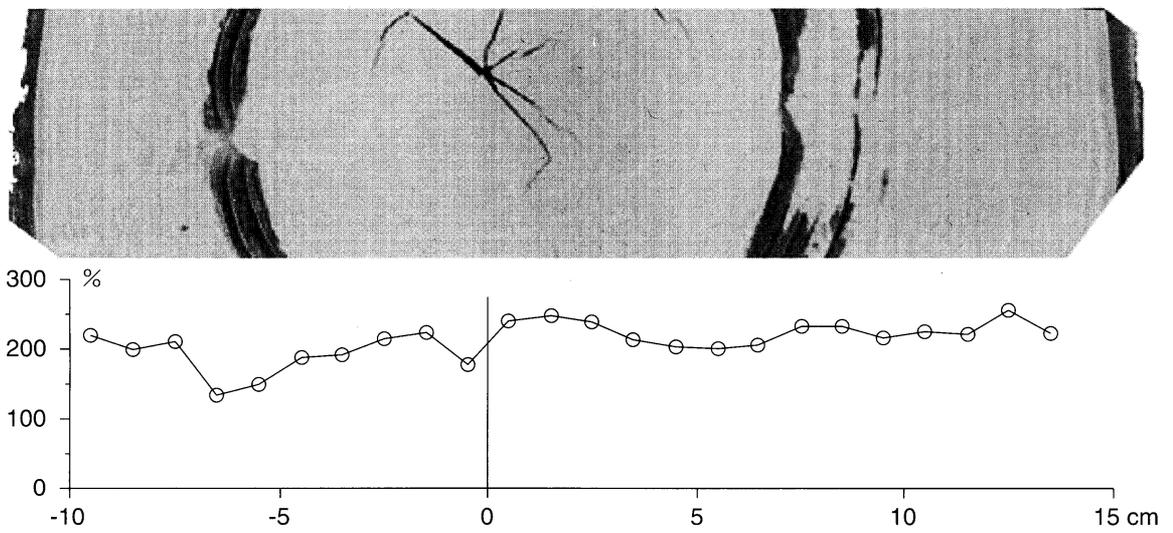


図-4.4 タクソディウム・ディスティクム・ヌタンス  
髓付近の放射割れ（黒い部分）は試料採取時に既にあったもの。

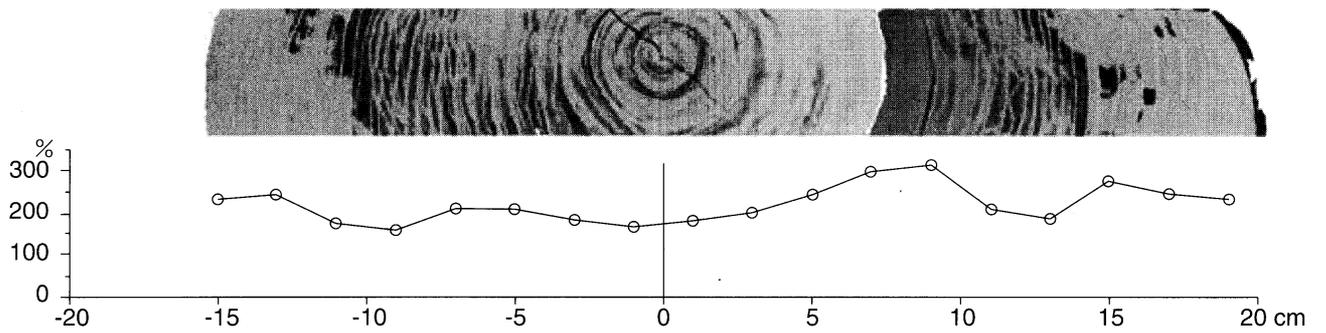


図-4.5 メタセコイア  
図中右側の割れ（白い部分）はX線撮影のために試料を割った部分。

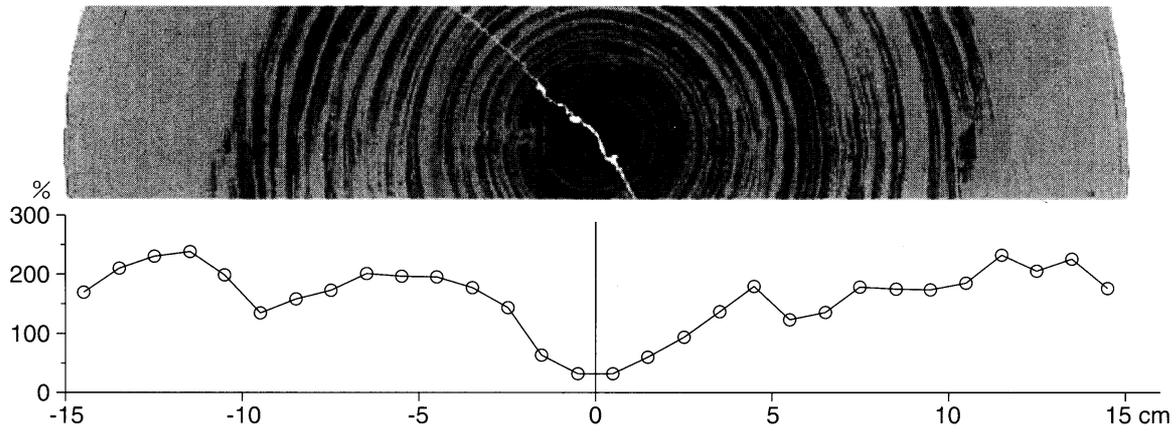


図-4.6 コウヨウザン

髓付近の割れ（白い部分）はX線撮影のために試料を割った部分。

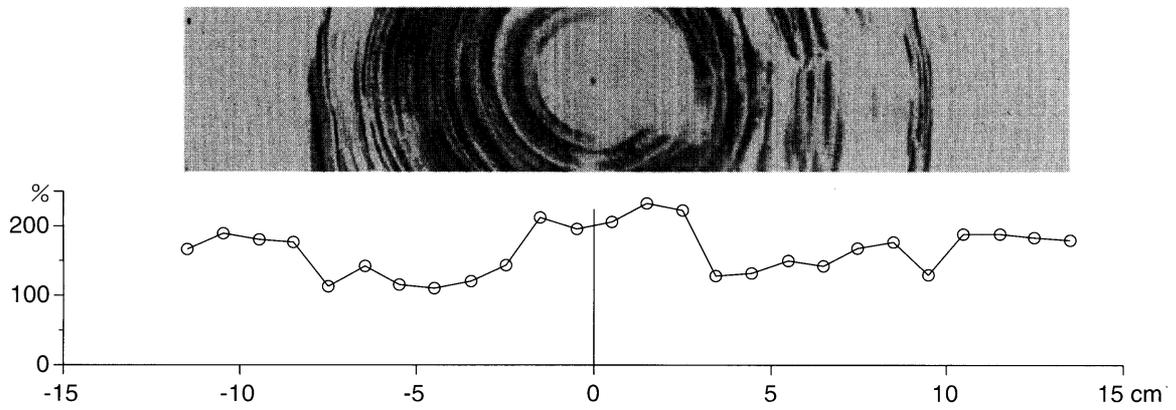


図-4.7 ストロブマツ

供試木S1。

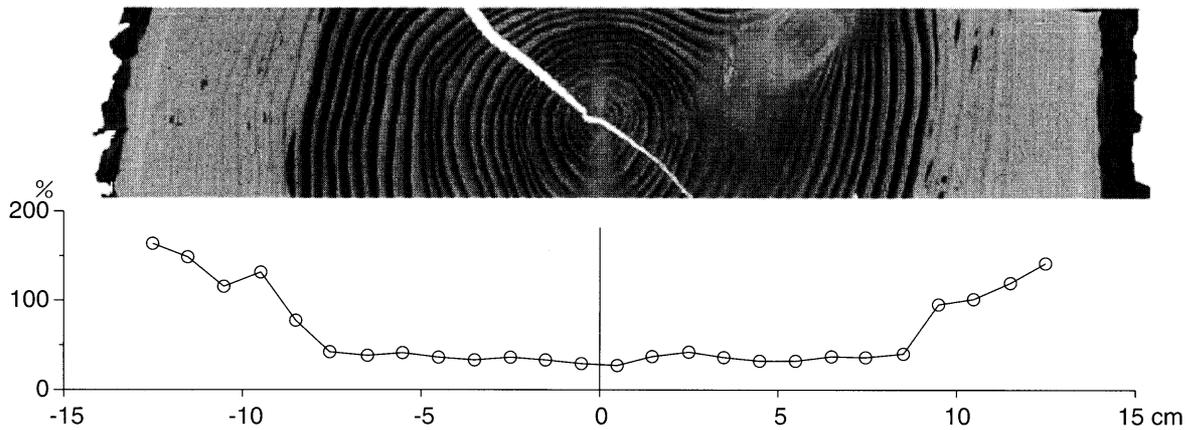


図-4.8 ダグラスモミ

髓付近の割れ（白い部分）はX線撮影のために試料を割った部分。

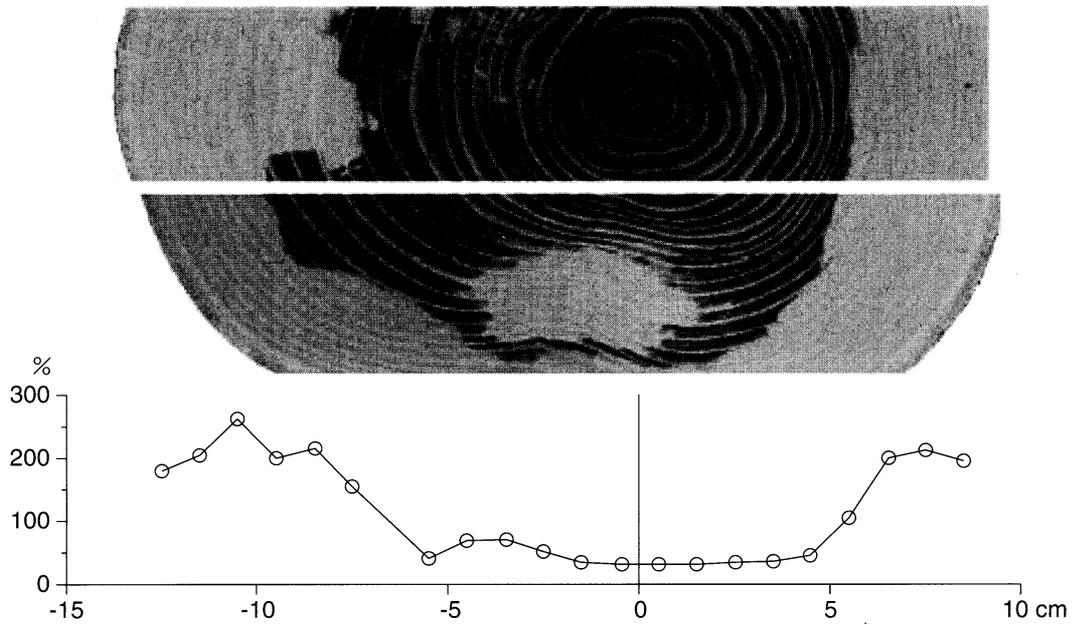


図-4.9 ドイツウヒ

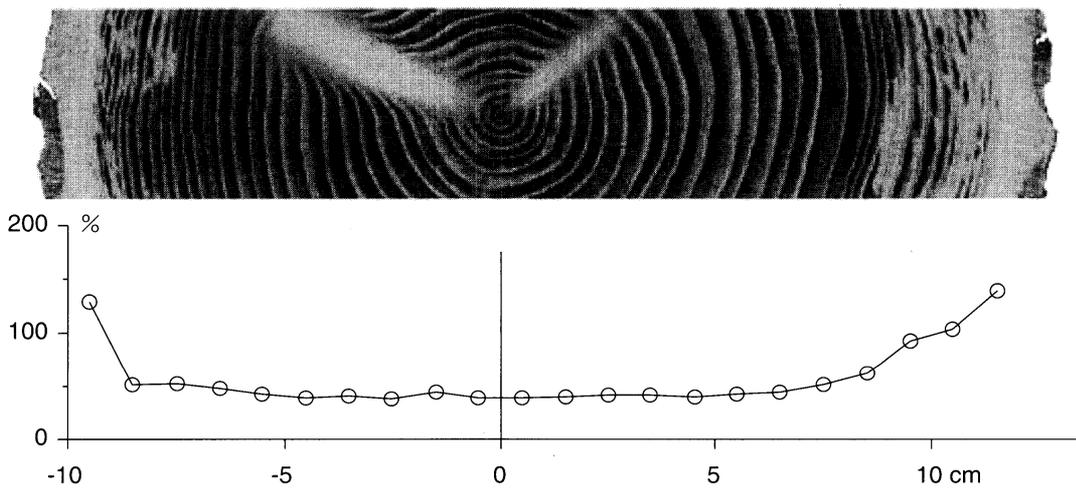


図-4.10 シトカスプルス

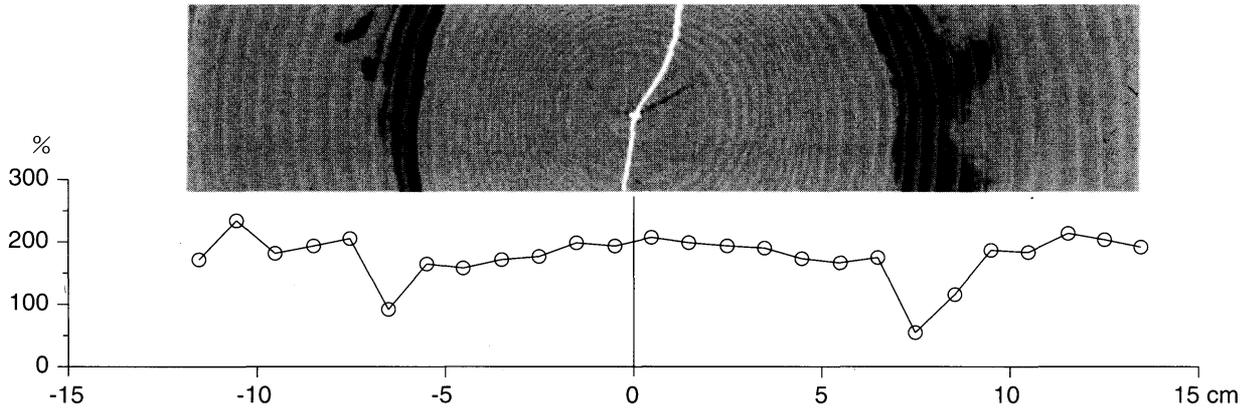


図-4.11 モミ

髓付近の割れのうち、白い部分はX線撮影のために試料を割った部分、  
黒い部分は試料採取時に既にあったもの。

図-4.12～14 樹幹内の水分分布の変異

図の左の数字は試料採取地上高 (m)。

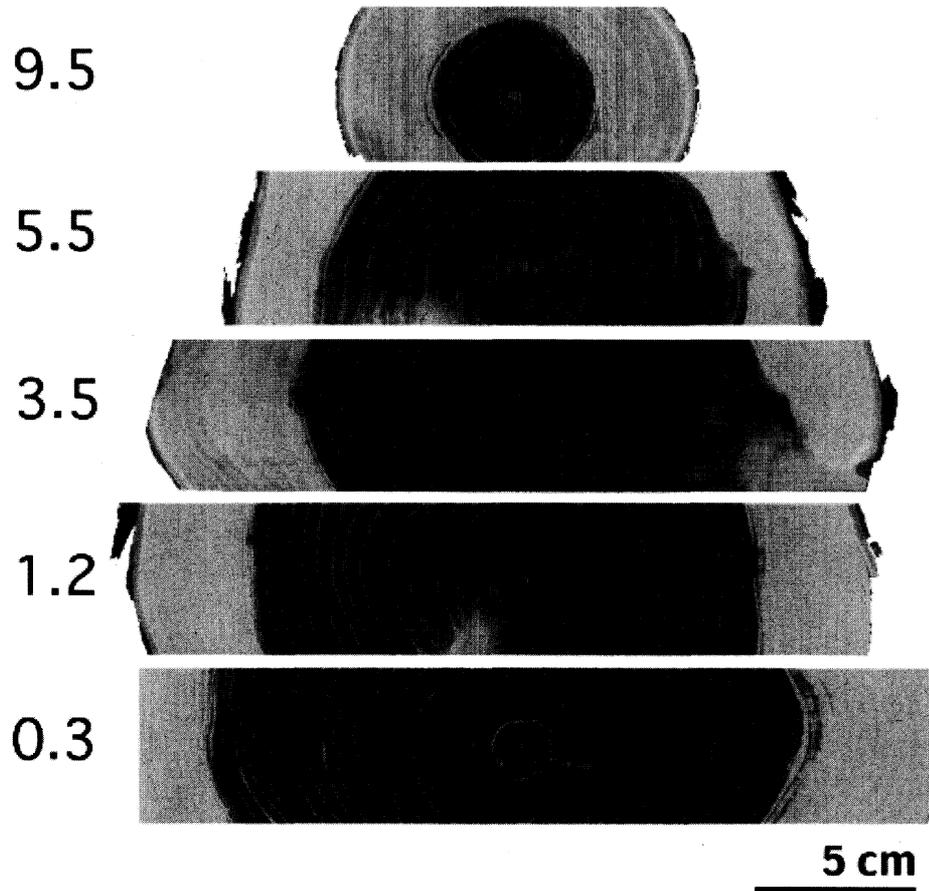


図-4.12 ヒノキ

供試木H25。

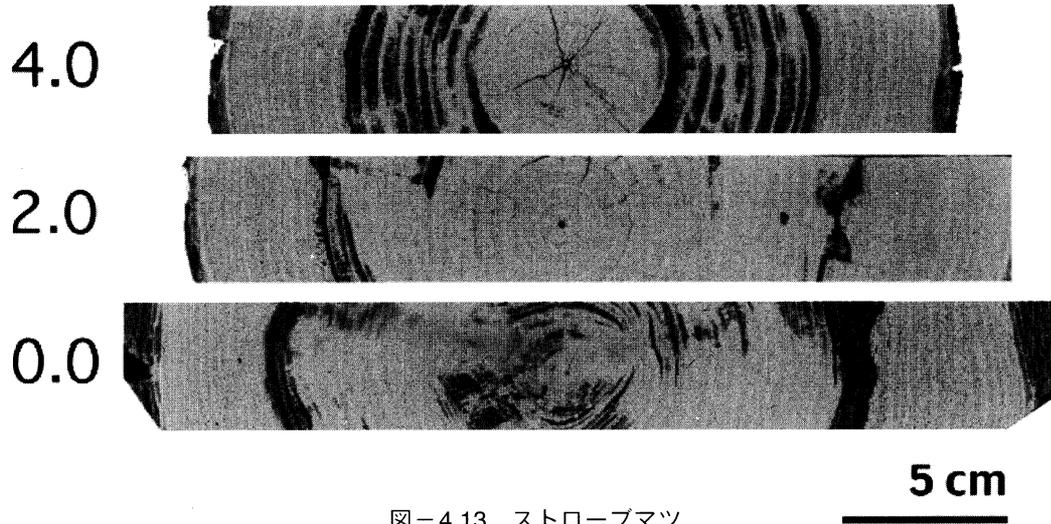


図-4.13 ストローブマツ  
供試木S2

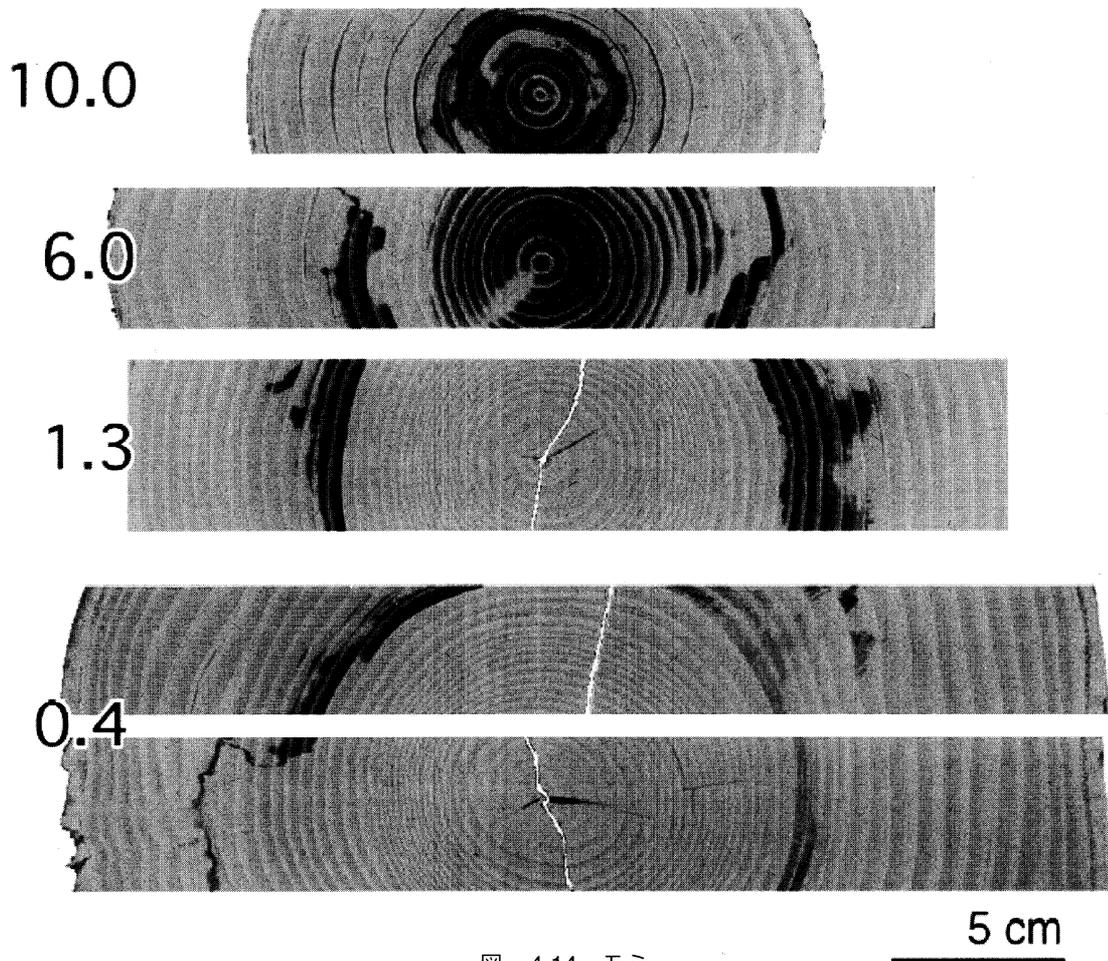


図-4.14 モミ

割れのうち、白い部分はX線撮影のために試料を割った部分、  
黒い部分は試料採取時に既にあったもの。

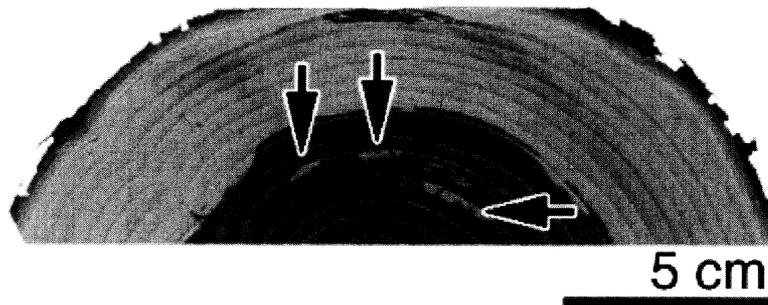


図-4.15 ヒノキの心材中の小規模なwet-area (矢印)

供試木H18, 地上高3.5 m。

#### 4.4 考察

本研究で対象とした11種中7種でwetwoodが観察された。針葉樹は、通常心材の含水率が低いとされているが、本研究の結果からはwetwoodは頻繁に出現するといえる。既報によると (Ward & Pong 1980, Ward & Zeikus 1980), 本研究で対象とした種(または属)のうち、メキシコイトスギ、ヒノキ、ダグラスモミ、ドイツトウヒ、シトカスプルスはwetwoodの出現がまれであるとされているが、本研究でもドイツトウヒで観察されたスポット的なwetwoodを除くと、wetwoodは観察されなかった。逆にwetwoodが高頻度で出現するといわれる (Ward & Pong 1980, Ward & Zeikus 1980), ストローブマツとモミでは、本研究でも典型的なwetwoodが観察された。スギ科の4種については、wetwoodの出現に関する報告は少ないが、Ward & Pong (1980) は、ヌマスギではwetwoodの出現はまれであるとしている。本研究では、スギ科4種においてwetwoodが観察された。本研究の結果から、これまでに考えられていた以上に針葉樹におけるwetwoodの出現の頻度は高いといえる。本研究はその対象樹種の範囲も狭く、個体数も非常に少ないが、針葉樹では心材の含水率が低いという「常識」は再検討の必要があると考えられる。Wetwoodに関するほとんどの既報は、林業上重要であって中緯度地方に生育する種についてのものであるが、他の樹種についても積極的な研究が必要である。

Wetwoodの出現がまれである種であっても絶対に存在しないわけではない。トウヒ属は、一般に、wetwoodの出現がまれであるが (Ward & Pong 1980, Ward & Zeikus 1980), 本研究では、ドイツトウヒでスポット的なwetwoodが観察された。また、ヒノキでは非常に小面積な水分集積部が認められた(本研究では、非常に小面積であったためヒノキについては表-4.1ではwetwoodを持たないとした)。また、筆者は、ヒノキの他の個体でwetwoodの出現を観察しているし、通常wetwoodを持たないとされているカラマツについてもwetwoodの出現を観察している (中田 未発表)。

ヌマスギ、メタセコイア、コウヨウザンでは、接線方向に連続する多数のリング状のwet areaが観察された。このような水分分布は、本研究で多数の試料を扱ったにも関わらずスギでは観察されていない。これら3種の特徴であるのかどうかについて本研究で結論を出すことはできないが、水分分布が非常に特徴的であり、針葉樹の心材への水分集積メカニズムを考える上で有利な材料である可能性がある。

ストローブマツおよびモミでは、個体内の複数の地上高における水分分布を観察した。この結果、地上高が異なると水分分布は異なるという、スギと類似した結果が得られた。

第二章および第三章で述べたとおり、スギでは、辺材は普通飽水状態よりやや低い含水率を示した。本章での11種についても、シトカスプルー스를除いた10種では、辺材は飽水状態に近いという結果を得た。シトカスプルースの辺材で大規模な脱水が観察されたが、この原因については、ナイフ処理との関係も考えられるが、結論としては不明である。

辺材での大規模な脱水が観察されたシトカスプルース、単色心材をもつドイツウヒ、コウヨウザンを除く他の8樹種では、その幅や明瞭さには変異が存在するものの、明瞭な辺材と心材の移行材、すなわち白線帯の存在が観察された。モミは淡色心材樹であるが、発達したwetwoodを持っており、辺材と心材の間に明瞭な帯状の脱水部が存在していたため、この帯状の脱水部は白線帯であると考えられる。ドイツウヒについても、心材中のスポット的なwetwoodと辺材の間には明瞭な帯状の脱水部が認められた。よって、一般に、針葉樹では、仮道管内腔からの脱水を生じている辺材と心材の移行材が存在し、生材の肉眼観察では白線帯として認識されることが考えられる。

表-4.2に、針葉樹（球果植物目）の全8科（分類については朝日新聞社1994-1997による）の代表的な属毎に、wetwoodの出現といくつかの解剖学的特徴をまとめた。強いてその関係を挙げると、1) Haploxytonを除くと樹脂道が常在する属ではwetwoodの存在がまれであった、2) Cupressaceae（ヒノキ科）を除く、イボ状層をもつ仮道管とじゅず状末端壁をもつ軸方向柔細胞をもつ属には、wetwoodが出現する、ことが判明した。しかし、一般的には、表-4.2に挙げた解剖学的特徴の属間の違いは、wetwoodの出現とは特に関係が認められなかったと結論する方が妥当であろう。なお、表-4.2のとおり、wetwoodについての報告がない分類群も多く、wetwoodの出現と解剖学的特徴の関係については今後詳細に研究する必要がある。

表-4.2 針葉樹におけるwetwoodの出現と解剖学的特徴の比較

科	属	Wetwood の出現	樹脂道		軸方向(樹脂)柔細胞		仮道管		放射組織			
			垂直	水平	傷害	存在	じゅず状末端壁	イボ状層	らせん肥厚	分野壁孔	放射仮道管	柔細胞壁層構成
Cupressaceae	<i>Cupressus</i>	-	-	-	-	+	-	+	-	ヒノキ型	-	?
	<i>Chamaecyparis</i>	-	-	-	-	+	±	+	-	ヒノキ型, スギ型	±	スギ型
	<i>Thuja</i>	-	-	-	-	+	+	+	-	ヒノキ型, スギ型	±	スギ型
	<i>Thuja</i>	±	-	-	-	+	±	+	-	ヒノキ型, スギ型	±	スギ型
	<i>Juniperus</i>	-	-	-	-	+	±	+	-	ヒノキ型, スギ型	±	スギ型
Taxodiaceae	<i>Cryptomeria</i>	+	-	-	-	+	+	+	-	スギ型	-	スギ型
	<i>Taxodium</i>	±	-	-	-	+	+	+	-	ヒノキ型, スギ型	±	?
	<i>Cunninghamia</i>	+	-	-	-	+	+	+	-	スギ型	±	スギ型
Sciadopityaceae	<i>Sciadopitys</i>	?	-	-	-	±	-	+	-	窓状	-	コウヤマキ型
Pinaceae	<i>Pinus</i> (Diploxy)	-	+	+	-	-	-	+	-	窓状/マツ型	+	Diploxyton 型
	<i>Pinus</i> (Haploxy)	+	+	+	±	-	-	-	-	窓状	+	Haploxyton 型
	<i>Larix</i>	±	+	+	-	±	-	-	±	トウヒ型, ヒノキ型, スギ型	+	モミ型
	<i>Pseudotsuga</i>	-	+	+	-	+	±	-	+	トウヒ型	+	モミ型
	<i>Picea</i>	±	+	+	-	±	-	-	±	トウヒ型, スギ型, ヒノキ型	+	モミ型
	<i>Abies</i>	+	-	-	+	±	±	+	-	スギ型	±	モミ型
Araucariaceae	<i>Tsuga</i>	+	-	-	+	+	+	+	-	ヒノキ型, スギ型, トウヒ型	+	モミ型
	<i>Araucaria</i>	?	-	-	-	-	-	+	-	ヒノキ型	-	?
	<i>Agathis</i>	?	-	-	-	-	-	+	-	ヒノキ型, トウヒ型	-	?
Podocarpaceae	<i>Podocarpus</i>	?	-	-	-	+	-	-	-	ヒノキ型, スギ型, トウヒ型	-	スギ型
Cephalotaxaceae	<i>Cephalotaxus</i>	?	-	-	-	+	-	-	+	トウヒ型	-	スギ型
Taxaceae	<i>Taxus</i>	?	-	-	-	-	-	-	+	ヒノキ型	-	スギ型
	<i>Torreya</i>	?	-	-	-	-	-	-	+	スギ型, トウヒ型	-	スギ型

+は認められるもの, -は認められないもの, ±は偶発的なもの, ?は記録がほとんどないもの。文献によって記載に食い違いがある場合は±とした。  
解剖学的特徴は以下による。

Wetwood: 本研究, 矢沢 1964, Ward&Pong 1980

樹脂道: 小林 1957, 森林総合研究所 2004

軸方向柔細胞: 小林 1957, 島地ら 1985, 森林総合研究所 2004

イボ状層: 原田ら 1958, 森林総合研究所 2004

らせん肥厚: 小林 1957, 島地ら 1985, 森林総合研究所 2004

分野壁孔: 小林 1957, 森林総合研究所 2004

放射仮道管: 小林 1957, 島地ら 1985, 森林総合研究所 2004

放射組織柔細胞壁層構成: Fujikawa & Ishida 1975

スギの樹幹内水分分布の変異とその変動要因に関する研究

## 5 横打撃共振法によるスギ心材の水分量の季節変化の解析

### 5.1 はじめに

第二章および第三章で用いた材料は、多くの場合スギの成長休止期である晩秋から冬にかけて採取した。この理由は、この時期は気温が低いいため採取した材料の乾燥が遅く、なるべくインタクトな状態での試料採取が可能であると判断したためである。よって、本論文の第二章および第三章での記載はほとんどの場合、晩秋から冬の樹幹内水分の存在状況についてのものであり、他の季節については不明である。

樹幹内木部における水分分布は、樹木の水分生理に深く関わっていることは疑問の余地がない。樹幹内の水分分布は樹木の水分生理により、季節によってあるいは1日の中でも時間帯によって変化している可能性がある。

これまでに針葉樹の心材水分の季節による変化をとらえるためにいくつかの研究(Chalk & Bigg 1956, 池田・大森 1991, 池田・木野 2000)が行われているが、これらは同一林分の異なる個体からのサンプリングによって季節変化を調べようとしている。ところが、第二章および第三章で明らかにしたとおり、スギでは心材水分の個体間変異が著しいため、これらの研究方法は、ある林分から生産される木材の水分の平均値の変動の研究という意味では適切である一方、個体毎の水分の季節変化を調べることはできない。また、同一個体から成長錐を用いてサンプリングを繰り返して季節変化を調べるという方法も考えられるが、第二章および第三章で明らかにしたとおり、スギでは個体内の水分分布の変異が著しい上に、成長錐で樹幹を傷つけることによって傷害心材の形成を誘導する(矢沢ら 1967)ため、この方法も不適當である。スギで樹幹内、特に心材の水分分布あるいは水分量の季節変化を調べるためには同一個体の同一部位を非破壊で調べなくてはならない。

非破壊で心材の水分量を調べる方法はいくつか提案されている(たとえば、農林水産省林野庁森林総合研究所・農林水産技術会議事務局 1995)。そのうち、横打撃共振法(釜口ら 2000, 2001, 中尾・釜口 2002)は測定に要する機器が比較的安価であり、しかも素早い測定が可能である。本章では、横打撃共振法を用いて同一個体の同一部位を連続的に長期間にわたって測定することにより心材水分の季節変化を調べた(中田 2002)。

### 5.2 材料と方法

水戸森林管理署大室山国有林95林班(茨城県日立市、北緯36度38分東経140度34分、標高280~300m)に1974年に設定されたスギ次代検定林関東17号のスギ精英樹クローンを材料とした。この検定林には、スギ精英樹のさし木クローン37クローンと対照として実生の地スギ(その林地周辺で主として用いられている苗木で具体的な由来等は不明)が、haあたり3000本植栽で設定された。検定林の設計は3ブロックの乱塊法(ただし、ブロックによっては設定されていないクローンもある)で、各ブロックに各クローンは1列10個体ずつ植栽された。この検定林では、さし木の方法(春ざしか夏ざしか)も同時に検定しようと計画されており、4クローンはブロック当たり2プロット供試されていた。成長や本研究での結果にはさし木の方法の影響は特に認められなかったため、こういったクローンは単に繰り返し数が多いものと考えたこととした。

この検定林を構成する精英樹クローンのうち、表-5.1の7クローンを選び実験に供した。これら7クローンは茨城県水戸市の林木育種センターのスギ精英樹クローン集植所の材料(第二章と第三章における水戸クローン1)のデータを元に、表-5.1に示すとおり的心材水分の特性を期待して選んだ。1プロット10本植えのうち、5本を供試することとし、プロット内でなるべく広い範囲の胸高直径をカバーできるように供試木を決定した。しかし、

後述するとおり、直径10cm未満では横打撃共振周波数を測定することができなかったため、最終的に解析を行った個体数は表-5.1に示したとおりである。

表-5.1 横打撃法によって樹幹内水分の季節変化を調べた供試クローン

クローン名	水戸クローン1での結果		検定林での供試木		
	心材含水率の平均値(%)	wet area の分布の特徴	繰り返し数	供試個体数	平均胸高直径(cm)
郷台1号	83	Type 1	5	24	14.6
西多摩17号	101	小さいwet areaが点在する	3	12	12.1
天竜11号	116	Type 5	3	15	14.3
沼田2号	161	典型的なType 2/3	3	15	18.6
西白河3号	169	個体間でバラバラ	3	15	19.9
上都賀7号	231	典型的Type 4	3	13	17.8
水戸4号	256	Type 5	2	8	13.4

供試個体の地上高0.5, 1.0, 1.2, 1.5 mに測定点を設けた。個体あたり4つの測定点に対しておおむね2週間に一度(3週間に一度になった場合もある)、雨天をさけて横打撃共振法(釜口ら 2000, 2001, 中尾・釜口 2002)によって、幹の横打撃共振周波数を測定した。横打撃共振法は生立木の樹幹を水平方向に打撃することによって生ずる共振周波数を、樹幹に押し当てた加速度計により感知して、FFTスペクトラムアナライザによって測定する手法である。実際は、供試個体に設けた固定測定点に加速度計を押し当て、測定点と同一平面上の打撃点(幹にむかって測定点から90度から120度くらいの樹幹)をハンマーで軽く打撃することによって実験を行った。樹幹の横打撃によって発生する振動は、半径方向にそのさまざまな性質(たとえば密度)が変動している、上下に拘束を受けている半径 $r$ の円盤を円盤の面と平行に加振した時に発生する半径方向の振動と解釈できる。この振動モードについては、釜口ら(2000)の解析があるが、実際には非常に複雑で解を求めることが難しいと考えられる。しかし、ある程度以上の大きさの針葉樹の樹幹の形状から考察すると、

$$F = a \times f(E, D, r)$$

ここで、 $F$ は横打撃共振周波数、 $a$ は定数、 $E$ は横打撃共振にかかわるヤング係数、 $D$ は樹幹のみかけの密度、 $r$ は樹幹径

という関数に従うと考えられる。このうち、 $r$ は測定可能である。実験の初期には毎回全ての測定点の位置で $r$ を測定したが、巻き尺で周囲長を測定するという方法では、本研究での測定間隔(2週間)においては、測定間隔中の $r$ の増加量より測定誤差の方が大きいことと、繰り返し測定した場合の誤差がかなり小さいことを確認したので、以後の実験では春の形成層活動開始前と秋の形成層活動停止後(と考えられる時期)および実験終了時のみの測定にとどめた。 $E$ は同じ樹幹の同じ測定部位を繰り返し測定しても変化がないと考えられる。形成層活動による付加成長で樹幹に新しく加わった木部および師部が全体の $E$ に寄与することにより、 $E$ が多少変化することは予想できるが、半径成長量は1年で数mmにとどまることより、本研究での供試木(樹幹直径が十分大きく、かつ供試部位では様々な木材性質が安定するとされている成熟材を生産している形成層年齢に達している)では、本研究での測定期間内(二年間)においては、 $E$ はほぼ一定であると考えられる。 $D$ のうち、 $E$ と同様に木部の木材の密度は多少の変化は予想されるものの、ほぼ一定であると考えられる。よって、 $F$ が変化する場合は、これら以外の要因によると考えることができる。「これら以外の要因」として考えられる要因の一つが、樹幹内の水分量の変化に伴うみかけの密度の変化である。

なお、横打撃共振法による共振周波数は、同一部位で連続して繰り返し測定を行った場合、測定単位である周波数解像度（本研究では、もっぱら50 Hz）が1単位ずれることは時々あるものの、ほとんど結果が変わることがない。また、樹幹が真円に近い場合は同じ測定点で打撃点を変えて測定を行うと、横打撃による振動のnode（節）以外ではほとんど結果が変わることがない。

### 5.3 結果

横打撃共振周波数はほとんどの測定点で測定することができたが、直径10 cm以下の測定点においては測定できない場合が多かった。実験初期にこの事実が判明したため、当初の供試木から、直径が小さく横打撃共振周波数の測定ができない個体を除いて、表-5.1の102個体を対象として実験を行った。以後の結果および考察はこの102個体のみについてのものである。なお、測定できた供試木でも、横打撃共振周波数を測定するためには直径の細い個体ほど強い打撃が必要であった。

実験開始時の2000年7月時点での供試木の胸高直径は9.3 - 15.2 - 22.6 cm（最小-平均-最大）であり、調査期間中2年間の平均直径成長量は8.0mm（個体ごとの変化割合の平均値は4.9%）であった。

図-5.1に、1個体の測定点4カ所それぞれの横打撃共振周波数の変化、図-5.2に、5個体の1.2 m部位での横打撃共振周波数の変化、図-5.3に、全供試木の1.2 m部位での横打撃共振周波数の平均値の変化をそれぞれ示す。横打撃共振法で測定された共振周波数は実験期間を通して800~4350Hzの範囲にあった。なお、横打撃共振周波数の測定単位は50Hzである。図-5.1に示したとおり、一般に、個体内では測定位置が高くなり、直径が細くなるに従って横打撃共振周波数は大きくなる傾向を示した。一般に、横打撃共振周波数の変化は個体内で同調していた。図-5.2に示したとおり、横打撃共振周波数の変化は個体間でも同調していたが、個体内の同調に比べるとわずかにズレているのが認められた。高い共振周波数を示した個体（たとえば図-5.2のB206）では横打撃共振周波数が安定しにくい（すなわちグラフ上でジグザグになりやすい）傾向を示した。

2年間にわたる測定の結果、横打撃共振周波数には、次の三種類の変化のパターンが認められた。

#### 1. 2001年冬の横打撃共振周波数の急増期

2001年1月と2月（測定日は1月24日と2月9日）に横打撃共振周波数が急激に増加し、以後また元に戻るといふ現象が認められた。以下、この期間を横打撃共振周波数の急増期とする。この期間中は、半数程度の供試木で横打撃共振周波数が測定できなかった。2002年の冬には、横打撃共振周波数の急増は認められなかった。

#### 2. 横打撃共振周波数の小規模で周期的な変化

横打撃共振周波数の急増期以外の調査期間にわたって、小規模で周期的な変化が各供試木で認められた。小規模で周期的な変化とは、冬期には夏期に比べて測定部位ごとに50~300Hz程度、横打撃共振周波数が高くなり、夏と冬の間は漸次的に変化するものである。この小規模で周期的な変化はほとんどの供試木で認められ、夏期と冬期の差は供試木の直径と負の相関が認められた（図-5.4,  $r = -0.675$ ,  $p < 0.01$ , 同順位調整済みKendall's  $\tau = -0.574$ ,  $p < 0.01$ ）。

#### 3. 夏の終わりから秋の横打撃共振周波数のごく小規模な変化

図-5.2では個体によってはわかりにくいですが、図-5.3では明らかに、夏の終わりから秋にかけて、横打撃共振周波数が一時的に低くなることがあった。2000年においては、9月6日（前測定日との1.2 m部位全個体

平均値の差は14.7 Hz, 次測定日との差は57.8 Hz) と10月24日 (差は4.0と42.2 Hz) の測定で, 2001年においては8月23日 (差は45.6と49.5 Hz) と10月11日 (差は25.0と78.9 Hz) の測定でこの現象が観察された (図-5.3矢印)。この夏の終わりから秋にかけてのごく小規模な変化は2年間の測定において兩年そろって, ほぼ同時期に出現した。

以上, 横打撃共振周波数には, 冬の急増期, 小規模で周期的な変化, 夏の終わりから秋のごく小規模な変化の3種類の季節変化が認められた。横打撃共振周波数の急増期は個体によっては出現せず, また, 横打撃共振周波数自体が測定できないことがあった。小規模で周期的な変化は, その変化の仕方には個体内の測定位置間, 測定個体間, クローン間, ブロック間で大きな差は認められなかった。夏の終わりから秋のごく小規模な変化は変化がごくわずかであり, 個体によっては出現しないあるいは検出できない場合も存在した。

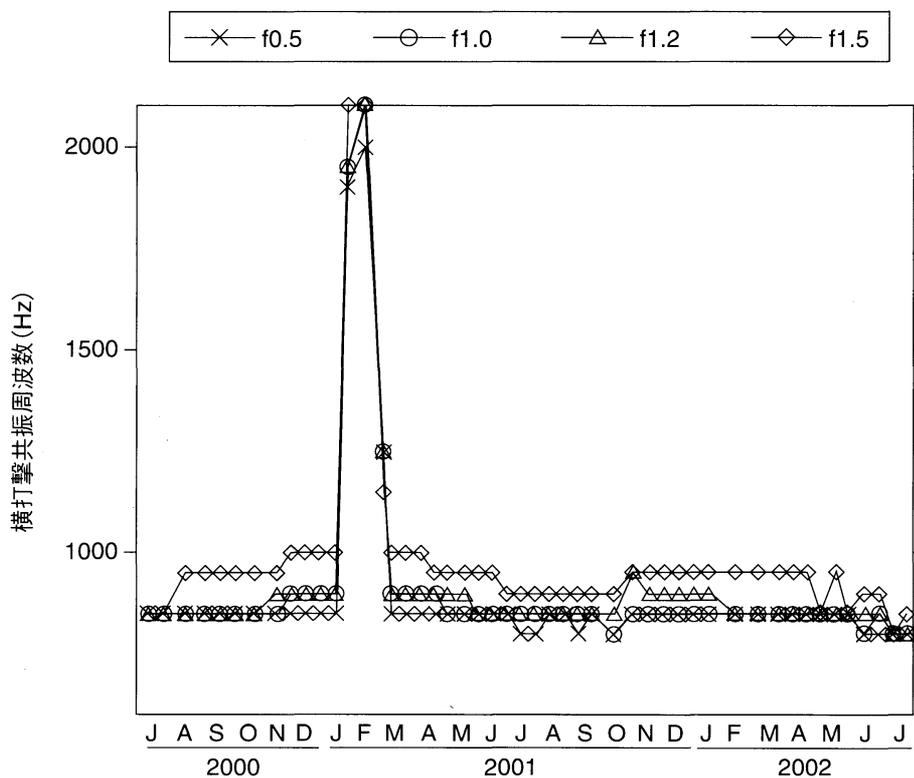


図-5.1 横打撃共振周波数の個体内樹高方向変異と季節による変化

供試木A102。西白河3号。X軸のアルファベットは月の英語の頭文字(たとえばSはSeptember, 9月を表す)。凡例のたとえばf0.5は0.5 m部位の共振周波数。

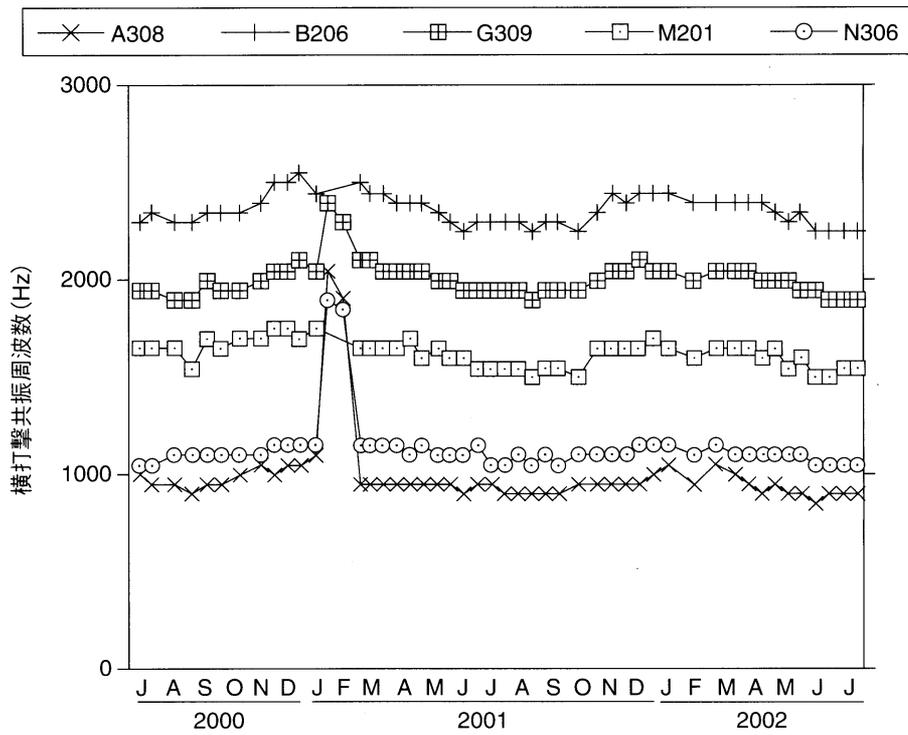


図-5.2 横打撃共振周波数の個体間変異と季節による変化

測定部位1.2 m。供試木A308, B206, G309, M201, N306は、それぞれ西白河3号, 西多摩17号, 郷台1号, 水戸4号, 沼田2号。X軸のアルファベットは月を示す。

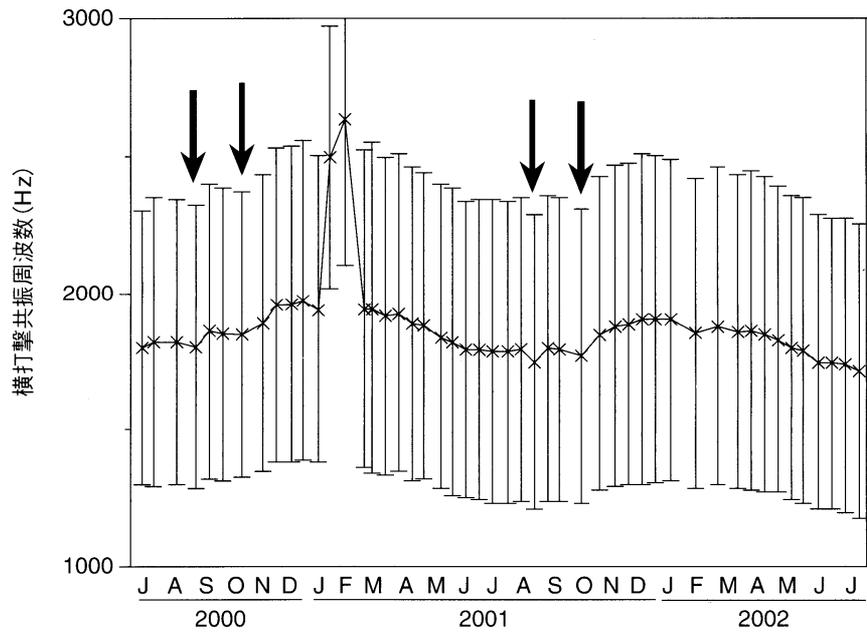


図-5.3 横打撃共振周波数の全個体平均値の季節による変化

測定部位1.2 m。×:平均値, エラーバー:標準偏差, 矢印:夏の終わりにから秋にかけてのごく小規模な変化。X軸のアルファベットは月を示す。

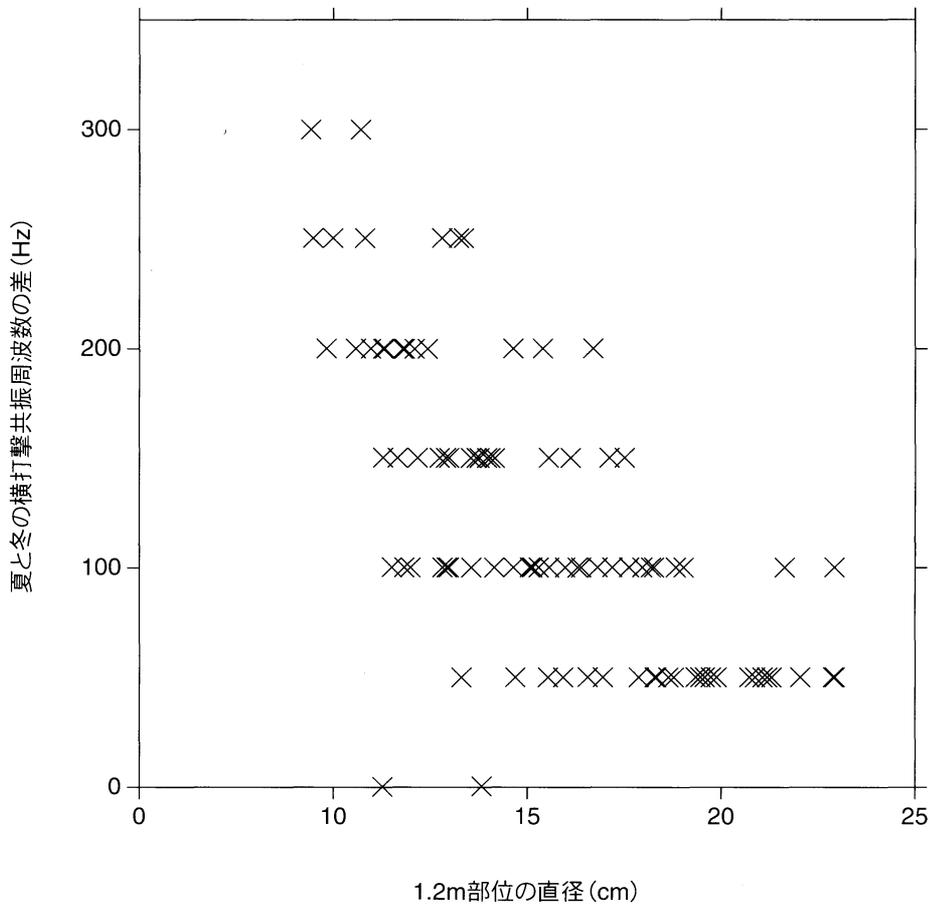


図-5.4 1.2m部位における樹幹直径と小規模で周期的な変化の変化量(夏と冬での横打撃共振周波数の差)の関係

夏の周波数データは2001年7月26日測定。冬の周波数データは2001年12月12日測定。  
直径は2001年11月15日測定。

#### 5.4 考察

直径が10 cmに満たない供試木では横打撃共振周波数が測定できなかった。この原因は、横打撃によって発生し、加速度計で感知する樹幹の振動が横打撃共振だけではなく、樹幹のたわみ振動やハンマーによる打撃そのものであるためと考えられた。横打撃によるたわみは直径の4乗に比例するため、たわみ振動は直径が細いものほど大きくなり、FFTスペクトルアナライザでの周波数分析時にたわみ振動による周波数成分の割合が大きくなるので、相対的に横打撃共振が感知しにくくなったと考えられる。直径の細い個体で強い横打撃を与えると横打撃共振周波数が測定しやすくなる原因は、打撃を強くすることで横打撃共振を強く励起し、周波数成分に占める横打撃共振周波数の割合が増加するためと考えられる。横打撃を強くすることによって、たわみ振動やハンマーによる打撃そのものの測定に対する影響も大きくなるので、ある一定のしきい値を超えると横打撃共振が感知できなくなり、このしきい値がスギの場合直径10 cm程度であると考えられる。

2001年冬に観察された横打撃共振周波数の急増は、樹幹の凍結によるものと考えられる。供試林分は比較的温暖な地域にあり、1年を通して積雪はほとんど見られない。冬期は晴天が多く、ゆえに最低気温は低いが最高気温が高くなるという冬の太平洋側の気候の特徴が現れる。図-5.5に、供試林分の最寄りのアメダスである日立（北緯36度35.9分、東経140度39.0分、標高52 m）の2001年および2002年の1月と2月の日最低気温（農林水産研究センター2002、気象庁2004）を示す。アメダスの位置が海沿いにあるのに対して、供試林分は最高600 m級の小山脈を隔てて約10 km内陸に位置しており、標高もアメダスの位置より高いことから、図-5.5に示したデータよりもいくぶん気温（とくに最低気温）は低いが、気温変動の傾向は同様であると考えられる。横打撃周波数が急増した時期は2001年では比較的低温が続いたが、2002年の同じ時期は2001年よりも高い気温を示した。調査時の土壌の凍結程度などからも、横打撃周波数が急増した時期の気温は低かったと判断された。横打撃データとアメダスデータ、また調査時の記録を総合すると、横打撃共振周波数の急増は樹幹の凍結によるものと結論できる。通常、樹幹内の液体の水は応力負担がないものと考えられるが、凍結によって固体となり、木材とともに応力負担に関わることとなる。このため、みかけのヤング係数は上昇し、共振周波数も急増すると考えられる。よって、横打撃共振周波数の急増期は樹幹の凍結によってもたらされたものと考えて、以後の考察では、樹幹内水分の季節変動としては無視することにした。

横打撃共振周波数に小規模で周期的な変化が認められた。この変化は供試木間でほぼ同調しており、個体間差や遺伝的系統間差は認められなかった。一般に、横打撃共振周波数は、樹幹のみかけの密度、ヤング係数、樹幹径に依存して変化すると考えられる（釜口ら2000、また5-2参照）。みかけの密度は木部密度、木部水分、師部+形成層帯の密度と水分によって変動する。木部の密度については、季節により変化するとは考えにくい。樹幹径は形成層における細胞分裂に起因して、春から夏にかけて増加するが、本研究での測定精度で減少することはない。よって、小規模で周期的な変化が、木材の密度や直径の変化に起因しているとは考えられない。以上を勘案して考察すると、小規模で周期的な変化が発生する原因としては次の三つのことが考えられる。1) 気温の変化によって木材中の共振周波数が変化する（すなわち、横打撃共振に関わるヤング係数に温度依存性がある）。2) 師部および形成層帯での活動の季節変化によって共振周波数に影響が出る。3) 樹幹内木部の水分の季節変化が存在する。

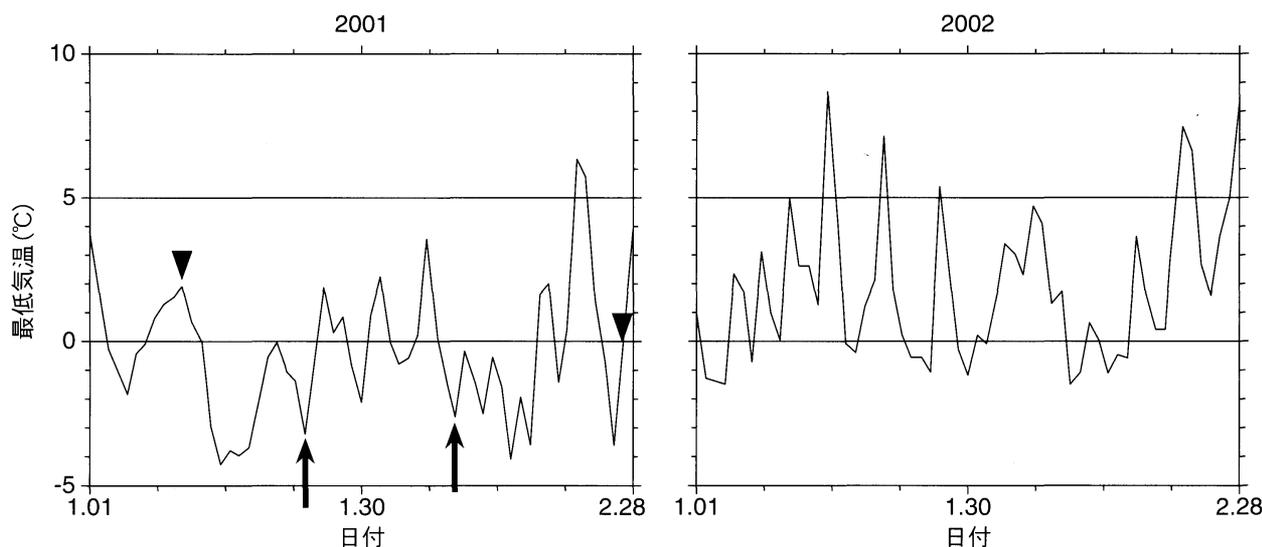


図-5.5 日立のアメダスによる2001年および2002年の1月と2月の最低気温の変化

矢頭:2001年において通常の横打撃共振周波数が得られた測定日。

矢印:2001年において横打撃共振周波数の急増が観察された測定日。

図-5.6aに、供試林分に最も近いアメダスデータの変化(日平均気温の15日移動平均値)と全測定個体の横打撃共振周波数平均値の変化(逆目盛り)を比較した。また、図-5.6bに、日平均気温と横打撃共振周波数平均値を散布図として比較した。直径の増加を考慮すると、横打撃共振周波数の小規模で周期的な変化と気温の変化はよく適合しているといえる。しかしながら、樹幹直径と横打撃共振周波数の季節間の差に負の相関関係が認められた(図-5.4)。共振周波数が気温によって変動するとすれば、共振を起こしている物質の量が多い(直径が大きい)方が影響の度合いが高まると予想されるのに対して、事実は逆の傾向を示した。よって、気温の変動によって共振周波数の変動をうまく説明することは難しい。本実験は雨天を避けて行ったが、前日の雨などにより、樹皮が著しく濡れていることがあった。この場合、共振周波数を測定できないことが時々あった。この原因としては、樹皮が濡れることによって、加速度計の樹幹に対するコンタクトが悪化し(振動が濡れた樹皮で吸収されることも考えられる)、このため、加速度計で振動を感知することができなかったと考えられる(なお、本実験の予備実験および本実験の初期の経験によりこの事実が明らかになったため、以後樹皮の濡れが予想されるような雨天直後には測定を行わないこととした)。この事実から、師部および形成層帯の水分状態および細胞分裂の状態が横打撃共振周波数に影響している可能性が高いと考えられる。

春から夏にかけては師部および形成層帯における細胞分裂が盛んで、このため、1)応力負担をほとんど行わない新生細胞が増加することによって、横打撃共振の振動が師部および形成層帯で吸収されることによって共振周波数に影響する、あるいは2)師部および形成層帯の含水率が高まることによって、みかけの密度が高くなり、共振が抑制されて周波数が減少すること、が考えられる。この場合、気温と横打撃共振周波数に関係が認められるのは、季節による気温の変化と師部および形成層帯の活動の変化が同調しているからであると解釈できる。また、樹幹径と季節間の周波数変動の大きさの関係については、樹幹径が大きいと共振する部分が師部および形成層帯に対して十分大きいと、師部および形成層帯の共振周波数への影響が相対的に小さくなり、樹幹径が大き

い供試木では小さな季節間変動が観察されたと解釈できる。樹幹内の水分状態に季節性が存在する可能性も排除できないが、季節間での変動の大きさと樹幹径に負の相関関係が認められるため、気温との関係と同様の理由でうまく説明できない。以上のとおり、小規模で周期的な横打撃共振周波数の変化については、原因の特定はできないものの、形成層と師部の活動に起因する可能性が高いと推察できる。

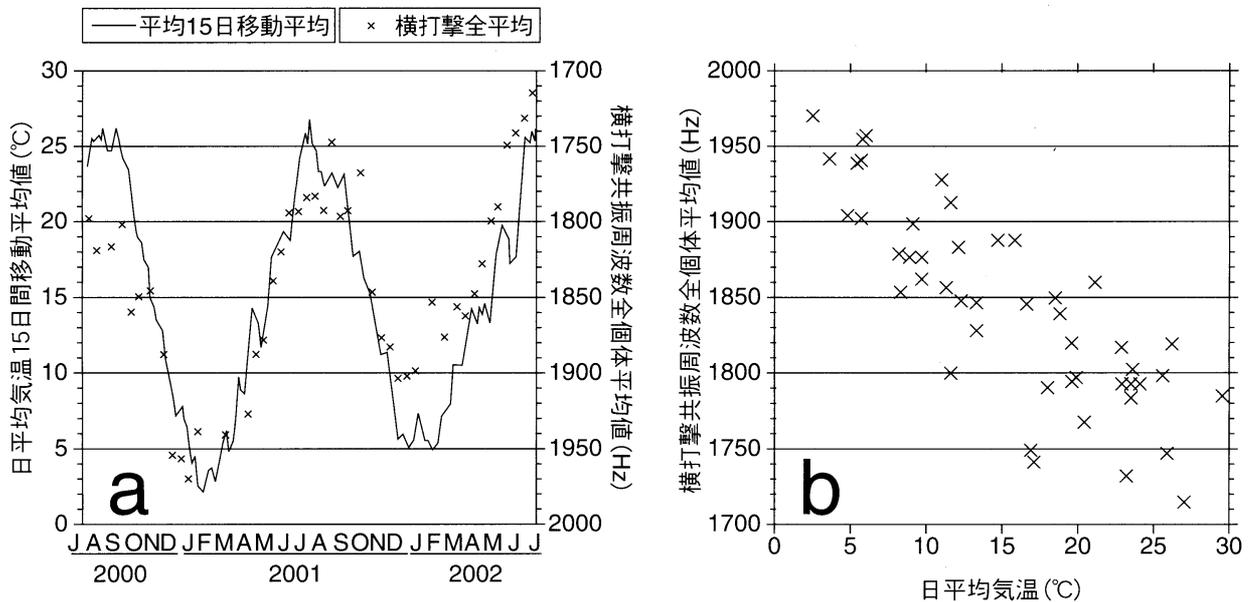


図-5.6 気温の変化と横打撃共振周波数の小規模で周期的な変化との関係

a:日立のアメダスによる日平均気温の変化(15日移動平均値)と横打撃共振周波数の全個体平均値(軸を反転している)の変化(横打撃共振周波数の急増期を除く)。

b:測定日の日立の日平均気温と横打撃共振周波数の全個体平均値の関係。

夏の終わりから秋にかけてのごく小規模な変化は、個体間でほぼ共通して認められた。図-5.2ではこの変化が認められない個体が存在するが、本実験の測定単位50 Hzに比べて、この変化は非常に小規模であるため(全個体平均値で4~80 Hz)、個体によってはこの変化が検出できなかったものと考えられる。この変化は夏の終わりから秋にかけて二度出現しており、周波数の変化の仕方はこの二度のタイミングで類似しているため、小規模な周期的変化と違って気温の変化で説明することはできない。また、二年間の測定で兩年の同時期に出現しているので、再現性も高いと言える。木材の密度や横打撃共振に関わるヤング係数、さらに形成層や師部の活動がこの時期のごく短期間に急変することは考えにくいから、この時期に周波数が低くなるという現象が発生した理由は、樹幹内の水分量が増加することによって樹幹のみかけの密度が上昇したためであると考えられる。樹幹内の水分の量は変化しないで水分分布パターンが変化した可能性も考えられる。横打撃共振周波数測定のみからではこれまで述べた以上の詳細は不明であるが、ごく小規模な変化は樹幹内木部の水分状態の変化を検出したものであると結論できる。ごく小規模な変化については第七章でも考察する。

冬の横打撃共振周波数の急増を除くと、個体ごとの横打撃共振周波数の最小値と最大値は800と2950 Hz（最終測定日の1.2m部位のデータ）であった。小規模で周期的な変化が発生する原因は本研究では明らかにすることはできなかったが、個体間クローン間の変化の仕方が同調していたことと、小規模で周期的な変化の季節間差は0から300 Hzであり、個体間での変動に比べてかなり小さいことから、個体間を比較するという目的においては、季節を問わず横打撃共振法は十分有効であると結論できる。

なお、横打撃共振法による測定を繰り返していたことにより、全打撃点408か所のうち、23%に外観上の損傷が認められた。この損傷としては、たとえば、打撃によって形成層が傷害を受けたためと思われる樹皮の盛り上がり（図-5.7）が挙げられる。極端な場合は形成層が壊死して傷害部が広がった場合も存在した。傷害が認められた個体はサイズが小さいものが多く、直径の小さい個体で横打撃共振周波数を得るためには強めに打撃する必要があることから、直径の小さい個体でこの手法による連続観察を行う場合は注意が必要である。



図-5.7 二年間にわたる測定終了時における横打撃供試木  
矢印：横打撃によって形成されたと考えられるコブ。

## 6 横打撃共振法によるスギ心材の水分量の林分内変異の把握

### 6.1 はじめに

第二章および第三章では、各遺伝的系統あたり2から3個体ずつを供試した場合が多かった。ほとんどの材料で同じ遺伝的系統の複数個体は互いに近い距離に植栽されていた。遺伝的系統内の個体間の距離は、近いものは1.8 m、遠くても約20 mであった。また、第二章および第三章の材料を採取した試験地は、傾斜がほとんどなく、試験地内の環境は均質に近い状態にあるとよい。一般には、土壌の水分や栄養状態は立地によって大きく異なっており、検定林などでもわずか1 ha程度の面積の中で、同一の遺伝的系統のブロック間（すなわち立地による違い）での成長が大きく異なることは非常に多い。よって、第二章および第三章の結果からは、樹木個体の生育環境がwetwoodの形成にどのように影響するのか不明である。一方、土壌水分の多い場所では、wetwoodと関係の深い黒心が発達するという報告（第一章参照）もあり、生育環境の影響は無視できないと考えられる。

本章では、wetwoodの形成および樹幹内水分の量と分布への環境の影響を推定するため、同一クローンが林分内の様々な位置に植栽されている次代検定林を利用して、林分内での心材水分の変動を調べた。この際、測定効率を上げるために横打撃共振法を用いて、ある次代検定林内の生存木すべてを2度にわたって調べて考察した。また、その結果を用いて横打撃共振法をいかに林木育種に応用するかについて考察した（中田・田村 2005, 中田・田村 2006）。

### 6.2 材料と方法

第五章の供試林分でもある、次代検定林関東17号のスギ精英樹クローンを材料とした。供試木の一部は第五章の供試木と同じである。2000年12月14日と2001年11月15日の2回、検定林内で生存している全てのスギについて、胸高部の幹の周囲長と胸高部での横打撃共振周波数を測定した。供試クローン数は37クローンと対照の地スギで、生存木は、2000年は1088個体、2001年は1082個体であり、このうち、2000年は1019個体、2001年は1033個体より横打撃共振周波数を測定することができた。両年とも横打撃共振周波数を測定できた個体は1008個体であった。

幹の周囲長より幹の直径 $d$ を算出した。横打撃共振周波数 $f$ は直径に依存して変化するため（釜口ら 2000, 第五章参照）、直径の影響を排除して個体やクローンを比較するために、 $1/df$ を算出した。

2002年2月に、検定林内の15クローン103個体を伐採し、胸高部の心材の平均含水率を測定した。伐採した供試木の詳細を表-6.1に示す。

表-6.1 伐採して心材含水率を調べた供試クローン

クローン名	n	DBH (cm)	樹高 (m)	心材平均 含水率(%)
碓氷2号	6	18.6	17.0	137.3
河沼1号	2	19.0	16.8	128.4
久慈18号	5	20.3	16.9	126.5
郷台1号	12	13.1	12.4	57.5
沼田2号	8	18.5	15.7	165.1
上都賀2号	6	20.3	17.1	81.5
上都賀4号	11	21.0	16.3	161.1
上都賀6号	5	22.0	17.8	129.5
上都賀7号	6	18.9	15.5	192.9
西白河3号	6	18.0	14.8	197.0
石川署5号	8	13.7	13.6	81.7
筑波1号	4	16.9	15.2	57.8
天龍11号	9	14.4	13.3	127.8
北那須3号	8	20.9	17.5	211.4
矢板4号	7	17.4	13.9	117.1
全個体平均	103	17.8	15.3	131.2

### 6.3 結果

2000年と2001年の両年で横打撃共振周波数が測定できた1008個体について、両年の結果を比較した(図-6.1)。両年共に胸高周囲長を測定したが、胸高直径に非常に高い年次間の相関関係が認められた( $r = 0.999$ )。両年の横打撃共振周波数にも高い年次間の相関関係が認められた( $r = 0.990$ )。両年での横打撃共振周波数の結果が大きく異なった個体が数個体認められたが、これらのうち3個体(図-6.1bの矢印)は被圧木で樹勢が衰退しており、このため2000年から2001年の間約1年の間にいわゆる半枯れ状態になっており、辺材部が脱水を起こした結果、横打撃共振周波数が変化したものではないかと考えられた。1年間に供試木の胸高直径は、平均0.35 cm(1008個体の平均値、標準偏差0.26 cm)増加しており、横振動共振周波数は平均66 Hz(標準偏差80 Hz)減少していた。

図-6.2に、胸高直径 $d$ と横打撃共振周波数の逆数(以下 $1/f$ )を比較した結果を示す(以下2001年の結果を示すが、2000年もほぼ同様の結果が得られた)。クローンの違いを無視して全個体を対象として相関関係をみると、 $d$ と $1/f$ には高い相関係数( $r = 0.918$ )は認められるものの、 $d$ と $1/f$ が大きくなればなるほど関係が弱くなる傾向が認められた。一方、クローン毎にみた場合(図-6.3)、 $d$ と $1/f$ はほぼ比例関係にあり、回帰をとるとその傾きはクローン毎に異なっていた。また、両者の相関関係はクローンによって異なっていた( $r = 0.812 \sim 0.992$ )。

図-6.4に、2001年の $1/df$ と伐採した供試木の心材の生材平均含水率を比較した結果を示す。両者には相関関係が認められた( $n = 103$ ,  $r = 0.770$ ,  $p < 0.01$ )が、相関係数は低く、 $1/df$ からの心材生材平均含水率の推定精度は低いと結論できる。クローン内の個体データを平均して、クローン毎の平均 $1/df$ と平均心材含水率を比較したところ(図-6.5)、有意な相関関係が認められた( $n = 15$ ,  $r = 0.841$ ,  $p < 0.01$ )。図-6.6に、 $1/df$ のクローン平均値でクローンを順位付けして、その順位とクローン毎の心材含水率を比較した結果を示す。上都賀4号や上都賀2号のように明らかに誤って推定される場合も存在したが、 $1/df$ のクローン平均値の順位と心材含水率の平均値の順位はおおむね一致していた。

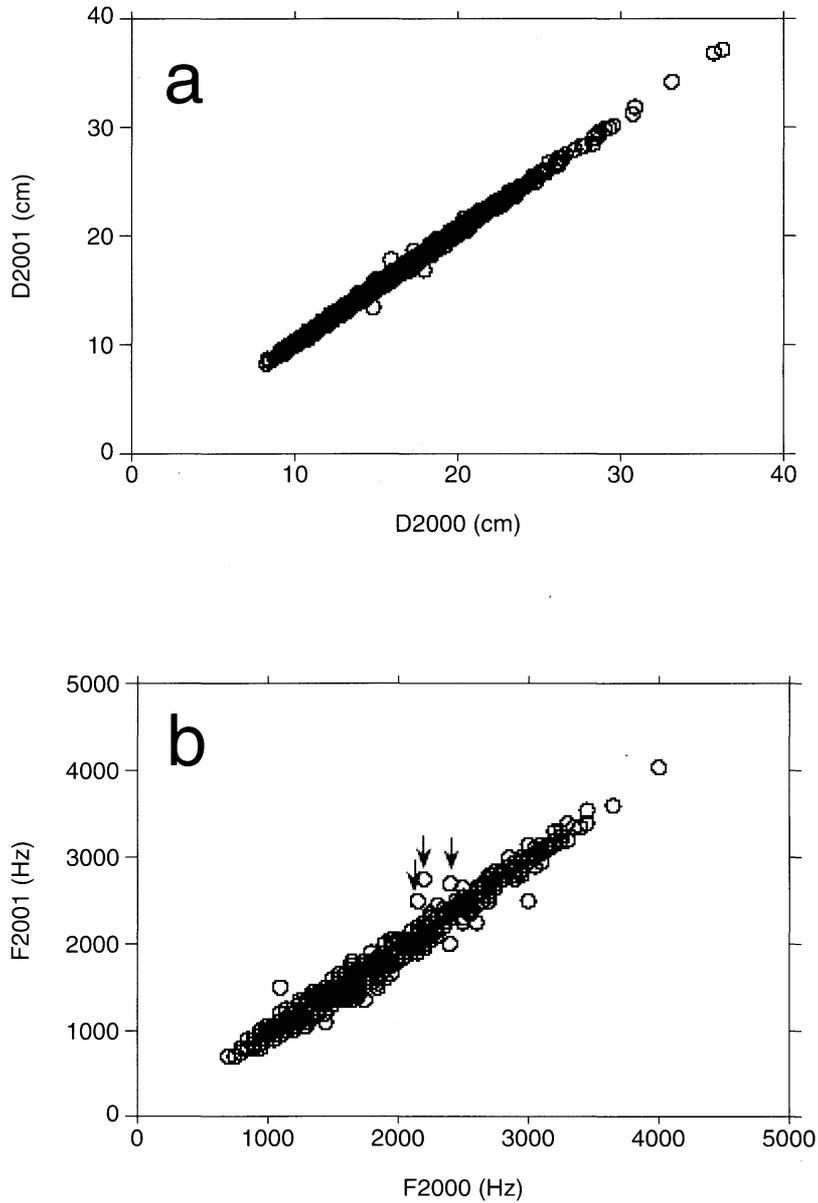


図-6.1 2000年と2001年における胸高直径(a)と横打撃共振周波数(b)の年次間関係  
二回とも横打撃共振周波数が測定できた全個体(n = 1008)。矢印:二回の横打撃共振周  
波数の測定結果が大きく異なっていた個体のうち、樹体の衰退(半枯れ)に起因して測定  
結果が異なっていた供試個体。

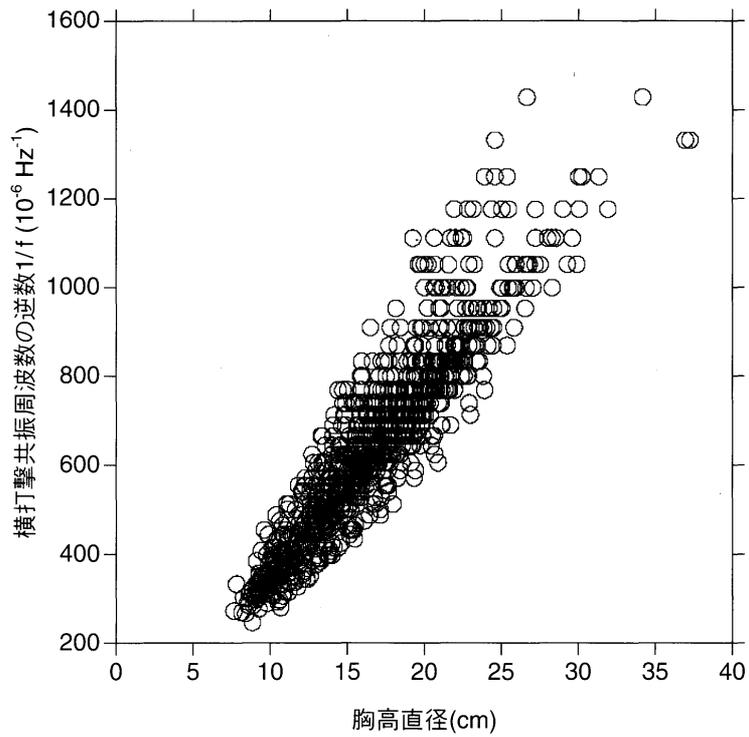


図-6.2 胸高直径と横打撃共振周波数の逆数の関係

2001年のデータ。二回とも横打撃共振周波数が測定できた全個体(n = 1008)。

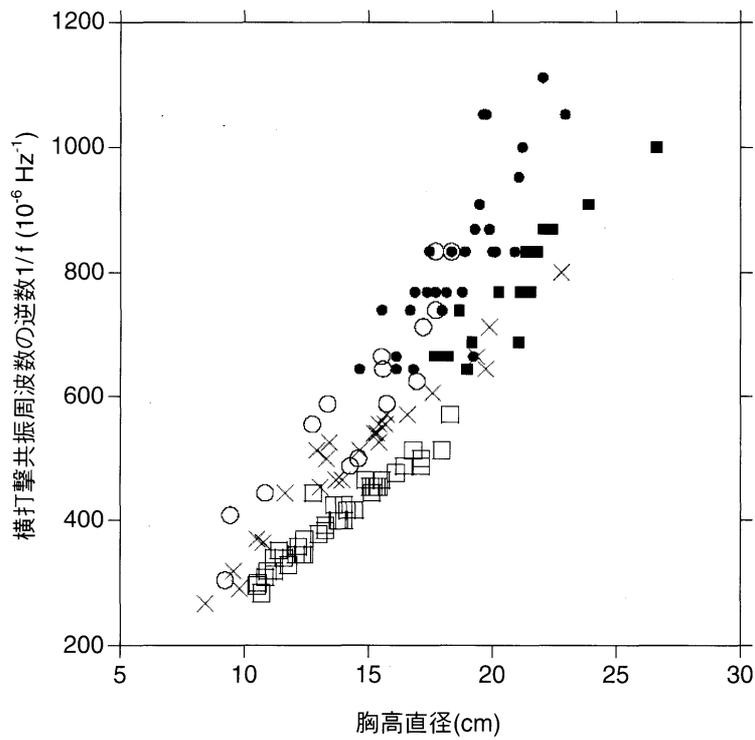


図-6.3 胸高直径と横打撃共振周波数の逆数の関係

5クローンのみ。○:稲敷1号, ●:西白河3号, □:郷台1号, ■:久慈18号, ×:利根4号。

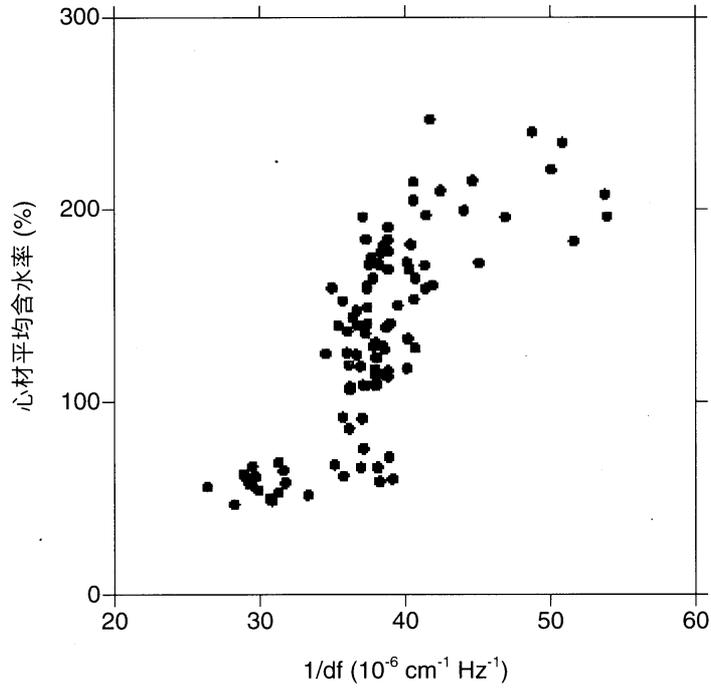


図-6.4 1/dfと心材平均含水率の関係  
含水率測定全個体(n = 103)。

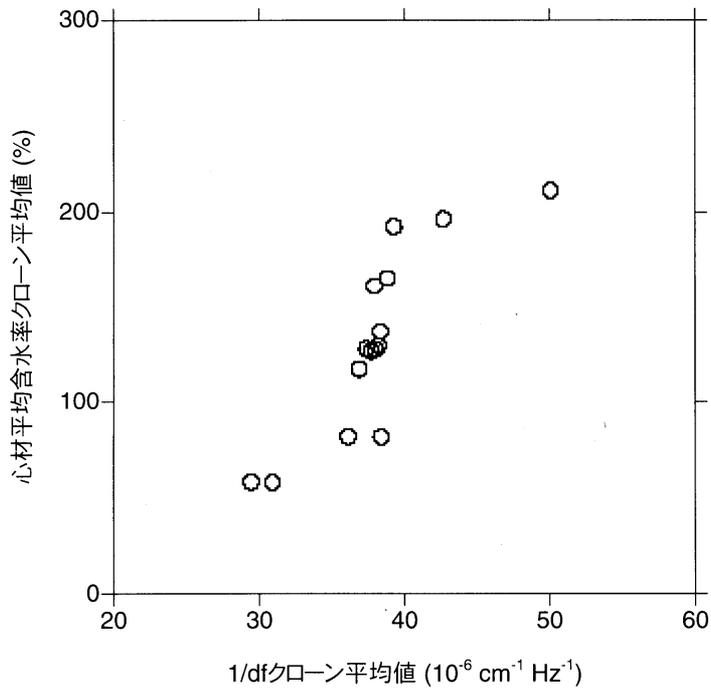


図-6.5 1/dfと心材平均含水率のクローン平均値の関係(n = 15)

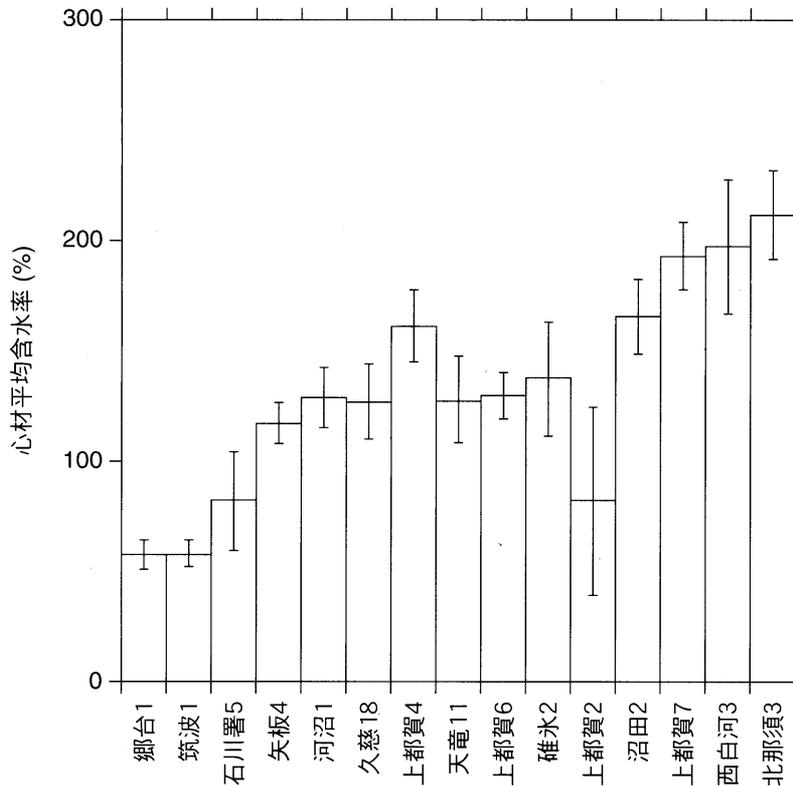


図-6.6 心材平均含水率のクローン平均値

X軸上のクローンは1/dfのクローン平均値で図の左から右へ昇順で並べた。エラーバーは標準偏差。

#### 6.4 考察

横打撃共振周波数は測定時の再現性が高く(第五章)、年間を通じた季節変化も小さく(第五章)、かつ1年の間隔をおいて繰り返し測定を行った場合の再現性も高いことが明らかになった(図-6.1b)。約1000個体の調査を2年間で2度行ったが、胸高直径と横打撃共振周波数の測定は1年につき十分余裕を持って2人×2日で行うことが可能であった。横打撃共振法による横打撃共振周波数の調査は数多くの個体を対象にした場合、非常に容易でかつ結果の信頼性は高いものと考えられる。

しかし、横打撃共振法によって得られた1/dfからの生材平均含水率の推定精度は高いものとは言いがたい。横打撃共振法の開発者である釜口ら(2000)は、横打撃共振法での心材含水率推定精度は高くないが、スギの心材含水率を高・中・低の三グループにわけることができることを報告している。推定精度が高くない原因としては、横打撃共振法の前提として木材密度と横打撃共振にかかわるヤング係数が個体間で一定(釜口ら2000)としているところにあると考えられる。実際、個体間あるいは個体内の部位間で密度はかなり異なっていて、かつ成長形質とも関係があることが知られている(たとえば、深沢1967, 藤澤1998)。横打撃共振に関わるヤング係数は主として木材の放射方向のヤング係数が強く関与しているが、実際には非常に複雑な解をもつと考えられ

る。このような横打撃共振に関するヤング係数の個体間差などは知られていないが、軸方向ヤング係数の個体間差の大きさ（たとえば、藤澤 1998）から横打撃共振に関わるヤング係数も個体間で大きく変動していることは予想できる。また、辺材含水率の影響は小さいと考えられているが、ないわけではなく、特に、直径の小さい個体は心材率が低いので、辺材の影響は大きいのではないかと考えられる（釜口ら 2000）。さらに、第二章や第三章に述べたとおり、ある水平面上の心材中での水分分布は、個体あるいは遺伝的系統によって大きく異なっている。たとえば、典型的Type 2とType 3（第三章参照）では仮に同じ平均含水率だとしても、水分が樹幹中央部あるいは心材の外側に集中しており、すなわち横打撃共振周波数に関わるみかけの密度の分布が大きく異なる。これらの要因のために、横打撃共振法によって得られた $1/df$ からの生材平均含水率推定精度は低くなると結論できる。クローン毎に胸高直径と $1/f$ の回帰直線が大きく異なっていたし、両者の相関関係も異なっていた（たとえば、図-6.3で、胸高直径も $1/f$ もレンジがそれほど大きく変わらない郷台1号と稲敷1号の相関係数はそれぞれ0.970と0.918であった）が、これは胸高直径とヤング係数や密度との関係が遺伝的系統によって異なっている事実（たとえば、深沢 1967, 藤澤 1998）から納得できる。別の言い方をすると、胸高直径と $1/f$ の相関関係および回帰関係はクローンの特徴を示すものとも言える。

クローン平均値を用いた場合（図-6.5）、クローン内個体間変異が平均化されるので、 $1/df$ と心材含水率の相関係数は高くなるが、本研究のデータからは推定精度が高くなったとは言いがたい。図-6.5は、直線関係というよりもS字カーブを描くような関係であると解釈することもできる。特に、もっとも多くのクローン数を含んでいる範囲である、 $1/df$ で $37 \sim 42 \times 10^{-6} \text{ cm}^{-1} \text{ Hz}^{-1}$ 、心材含水率で80~200%の範囲では、 $1/df$ と心材含水率の傾きが大きく、すなわち、 $1/df$ の測定誤差が推定心材含水率に大きく影響することを意味している。一方、図-6.6のとおり、クローンをその心材含水率の多少で順位付けするという意味においては、横打撃共振法の心材含水率推定精度は十分であると考えられる。ここで、クローン内の個体間については、 $d$ と $1/f$ の相関関係が一般的に高いため、クローン内の個体数を増やすことにより、測定精度を向上させることができると期待される。なお、ここまで $1/df$ で考察してきたが、釜口ら（2000, 2001）のように $1/d^2$ を用いても結果はほぼ同様であった。

横打撃共振法を用いれば非常に簡便で再現性の高い非破壊測定が可能であり、やや低い精度で心材含水率を推定できたと結論できる。 $1/df$ のクローン平均値でクローンを順位付けすれば、その順位は心材平均含水率の順位とおおむね一致していた。 $1/df$ の値および胸高直径と $1/f$ の回帰関係は、クローンの特徴を示すものとして利用することができると考えられる。なお、1年に1回の横打撃共振周波数測定を2回行った供試木では打撃点に傷害は認められなかった。晩秋から冬期の形成層休止期に実験を行ったことと、打撃の回数が少ないことにより樹体のダメージはほとんどないと考えられる。本研究での測定では横打撃共振法は完全非破壊であると見なせるだろう。

## 7 総合考察

### 7.1 スギの樹幹内水分分布の変異

これまでに明らかにしたとおり、スギの樹幹内水分分布は、個体内、個体間、遺伝的系統間で大きく異なっている。その変動をもたらす要因は大きく三つに整理できた。すなわち、変動要因1: 辺材・心材・白線帯による違い、変動要因2: 密度の変動に起因する辺材での含水率 ( $M_c$ ) の変動、変動要因3: wetwoodの出現の仕方 (wet areaの分布パターン) の変動によって生じる心材での水分分布の変動、である。

この三つのうち、変動要因1は、多くの木本植物で種を問わず生じる変動であり、スギ特有のものではなく、これまでも広く知られていた。変動要因2については、樹幹内水分そのものの変動とは独立に存在する密度の変動に起因している。スギの「水分状態」で考えると、辺材では飽水状態を若干下回る状態が普通であると考えられるため、水分の変動はないと言うこともできる。もし、密度変動に起因する辺材での含水率変動を改良したいとすれば、密度の変動を改良すればよい。ただし、ツルなどの被害にあっている場合や被圧を受けて樹木自体が枯れそうになっている場合は辺材の水分量が減少する。このような樹勢の衰退に伴う辺材の水分の変動は木材密度とは関係がない。変動要因3については、スギ特有の問題であり、他の林業上有用な針葉樹では大きな問題になっていない。本研究では、主として、この心材における水分状態の変動を研究対象としたが、結論を一言で表すと、「スギの心材の水分状態は、個体内でも個体間でもバラバラである」となる。そのバラツキの程度は、生立木の水分状態としてとりうると考えられるほとんどの範囲、すなわち、繊維飽和点を若干上回る程度から飽水状態をやや下回る程度まで及んでいた。

針葉樹の心材は「普通、水分が少ない」と考えると（矢沢 1964, Stewart 1967, 島地ら 1985）、スギの心材の水分状態は特殊であると言えるかも知れない。スギでは、発達したwetwood（心材に水分が集積する現象—第一章1-2-2参照）が存在するケースが多い。スギの心材水分の状態を詳しく調べたところ、1) スギの心材平均含水率の変動は連続的であり、2) 心材中の水分は均等に分布しているのではなく、部分的に局在しているケースが多い、ということが判明した。Wetwoodの出現の仕方を水分が局在している部分であるwet areaの心材中での分布パターンで記述することができたが、wet areaの分布パターンは個体間でも個体内の部位間でも大きく変動していた。本研究では、多数の試料を観察して心材中でのwet areaの分布を記述することによって、以下のように、心材におけるwetwoodの出現の仕方を整理した。1) 心材平均含水率の変動はwet areaの分布の変動によって説明できる。2) 個体内での含水率の分布パターンでも、wet areaの分布パターンでも、多数のスギ個体をいくつかグループ分けできる。しかしながら、3) どの個体でも適用できるような一様な変動パターンは認められず、個体によって水分分布パターンは大きく異なっている。一方、4) 遺伝的系統内の個体間では、心材平均含水率・含水率の個体内分布パターン・wet areaの個体内分布パターンに、一般に、類似性が認められる。

スギの心材水分あるいは心材色について言及する場合、これまでは、「スギは本来赤くて乾いた心材を持つが、黒くて水分を多く含む心材を持つ異常な個体がある」という論説が多く見られた。しかしながら、本研究の結果、スギの心材水分の変動は連続的でその平均（かつ心材平均含水率の頻度分布のピーク）に相当するもの（心材平均含水率で120～140%程度）の水分状態は、wet areaの分布パターンで記述すると変異に富んでおり、個体間や個体内部位間で大きく異なることが明らかになった。しかも、心材の水分状態は遺伝的な形質であることも明らかになった。これらの事実から、「スギには赤心と黒心の二種類がある」、とか、「黒心（高含水率材）は異常なスギである」、という考え方は不適當であると結論できる。スギという樹種においては、心材で幅広い水分変動があるのが「普通」であると言える。また同時に、スギにおいてはwetwoodの出現も「普通」のことである。

本研究で、スギの心材水分がいかにバラツキているかが明らかとなった。心材水分のバラツキはスギ材の利用にとって大きな欠点であるが、他の針葉樹ではどうであろうか。第一章でのレビューのとおり、ハードパイン（マツ属*Pinus*のうち*Diploxylon*）やダグラスモミでは、wetwoodの報告がほとんどない。ヒノキ科（*Cupressaceae*）やトウヒ属（*Picea*）でもまれである。しかし、モミ属（*Abies*）やベイツガ類（いわゆるhemlock,

ツガ属 *Tsuga*) では、wetwoodがしばしば観察されている(Hartley *et al.* 1961, Ward & Pong 1980, Ward & Zeikus 1980)。第四章では、供試したスギ科 (Taxodiaceae) の4種すべてにwetwoodの出現が認められた。以上に挙げた樹種(属, 科)のリストは、世界の中緯度地方において林業上重要な針葉樹を属レベルではほぼカバーしている。これからの森林・樹木・木材の利用を考えると、人工林材を持続可能な循環型資源として利用していかねばならないことは明らかである(奥山 2002a, b)。人工林としての利用に適した樹種としては、低緯度地域においてはアカシア属 (*Acacia*) やユーカリ属 (*Eucalyptus*) といった広葉樹早生樹の利用の可能性もとても高いが、中緯度地域では上に挙げたような針葉樹が適していると考えられる。中緯度地域における針葉樹の造林技術は既に確立されており、遺伝資源も比較的良好に保存されている。たとえば、日本においてスギはその適応性の高さ、苗木生産および造林の容易さ、成長の速さ、利用上の価値、どれをとっても人工造林用樹種としては最もふさわしい。本研究で扱ったスギ以外の樹種については、その供試個体数があまりにも少なく、結論を出すことはできないが、第四章で行った観察の結果からは、ストロブマツやモミといったwetwoodの出現がしばしば観察される樹種、あるいはスギ科の4種のようにただ単にこれまで調べられていなかった樹種では、スギで観察されたものと同様な心材水分の変動が存在する可能性が高い。「針葉樹の心材は、普通、水分が少ない」という常識は、これまでにハードパインなどのwetwoodがほとんど出現しない樹種でしかこのような研究が行われていなかったためだけかも知れない。心材水分の大きな変動は、スギの例を見るまでもなく、木材の利用にとって明らかに欠点となる。積極的な針葉樹の造林とその材の利用による持続可能な循環型資源の利用を押し進めるにあたって、様々な針葉樹について心材の水分状態の研究が必要である。

## 7.2 評価と選抜—スギの心材水分に関する育種についての考察と提言—

スギは含水率のバラツキが大きく、人工乾燥が難しいといわれるが、もともと存在する生材含水率のバラツキに加え、木材の人工乾燥開始までの乾燥履歴がバラバラなことによってさらに含水率のバラツキが大きくなると考えられる。スギでは多くの場合、伐採後人工乾燥されるまでの時間が長く、その長さは場合によって大きく異なる。さらに、少しでも樹幹内水分を減らすために伐採後枝葉をつけたまま林内に放置する「葉枯らし」も時々行われているため、さらに含水率のバラツキは大きくなると考えられる。しかし、実際に人工乾燥する時には、伐採直後の材も葉枯らし材も見分けがつかないため(見分けがつくようにしている場合もあるが)、一緒に土場に積まれて乾燥を待つということになる。こうして、材となったスギはその水分状態がバラバラなために「乾燥が難しい」とか、初期含水率が高いため乾燥時間が長くなるので「乾燥コストが高い」と言われている。スギの心材にwetwoodが存在し、その結果スギ全体での心材含水率の平均値が高くなることと個体内および個体間変異が非常に大きいことは、スギ材利用上の大きな欠点となっている。

第二章と第三章で明らかにしたとおり、スギの心材水分分布および心材の生材含水率は遺伝的系統内では似ており、遺伝的系統間では異なっていた。すなわち心材の水分分布や生材含水率は遺伝的な形質で、スギのwetwoodの形成は遺伝的に制御されていると考えられる。生物の何らかの形質が遺伝的に制御されていて、かつ欠点となっている場合、その欠点の解消のために、一般に、遺伝的改良すなわち育種が行われる。育種は、生物をその対象物としている農業・林業・水産業などで広く実行されている。林業では、長らく成長ならびに各種の抵抗性に関する育種が行われて来た。木材を材料としてみた場合に重要である形質(いわゆる材質形質)に関する育種(材質育種)については、古くから議論されその実現が期待されてきた(加納 1973, 島地ら 1985)。本

章7-1で整理したスギ心材水分の三つの変動要因のうち、辺材・心材・白線帯による違いは、針葉樹が生物として生きて行くために必要であると考えられるため、改良不能である。密度による辺材での水分状態の変動は、密度について変動を小さくするような改良を行えば同時に改良されると考えられる。密度についてはそれ自体重要な材質育種のテーマの一つであり、古くから研究が行われているが、本論文では扱わない。心材でのwetwoodの存在に起因する変動は、wetwoodの出現の仕方が遺伝的な形質であることが本研究の結果明らかとなり、遺伝的改良が可能な形質であると言える。

1990年代から材質育種は世界中の林木育種関係者にとって重要なテーマとなってきた。我が国でも、林木育種センターを中心として、1980年代にカラマツについて繊維傾斜の改良を目指した「からまつ材質育種事業」(三上 1986)が行われ、1990年代からは主としてスギについての事業的な材質育種が開始されている(藤澤 2004)。スギの材質育種においては、黒心あるいは心材含水率は、材質育種の主要対象形質のひとつとして重要視されてきた(たとえば、関西育種場 1977, 渡辺 1977, 大庭 1977, 藤澤 2004)。現在、林木育種センターでは、都道府県と連携して精英樹についてそのクローンまたは実生家系での検定結果をまとめて精英樹特性表(たとえば、林木育種推進東北地区協議会ら 2003)を作成している。この精英樹特性表では、スギについては心材含水率をその特性の一つとして取り上げている。さらに林木育種センターでは、様々な形質について優秀であるとの結果が得られた特定の精英樹について推奨品種なるものを選定しているが(石谷 2004)、この推奨品種の選定にあたっては、スギでは心材含水率が低いことが重要視されている(たとえば、東北育種場 1998)。

精英樹特性表を作成するにあたっては、成長形質などは次代検定林の調査結果を用いて個々の精英樹を評価することが普通であるが、材質形質についてはこれまでのところ主にクローン集植所(原稿執筆時の名称は「育種素材保存園」)の間伐木のデータを用いている。この理由としては、検定林よりクローン集植所の方が先に設定されているため、間伐対象になる樹齢に達するのが集植所の方が早かったということが第一に挙げられる。本研究で用いたデータもクローン集植所の間伐に伴う材質調査の一環として集められたものが多い。クローン集植所の間伐木から得ているデータは、繰り返しのない、クローンごとに列状植栽された集植所から、普通3個体程度を供試する様にして(残存本数によっては1, 2個体の場合もある)、胸高部付近より円盤を採取して辺材・心材・白線帯別に平均含水率を求めることが普通である。このような林木育種センター等で通常行われている精英樹クローンの評価の問題点として、1) 供試木数が少ないこと、2) 環境要因が考慮できないこと(繰り返しもない個体配置で、通常平坦地に植栽されている)、3) 個体内変異をまったく考慮にいれていないこと、が挙げられる。本研究の結果明らかになったとおり、遺伝的系統内の個体間では水分分布は一般的に似ているが同じではなく、全く違う場合もある。心材含水率に環境がどのような影響をおよぼすかについてはデータの蓄積が少ない(Kubo & Ataka 1998, 平川ら 2002)。心材含水率と密接に関連している黒心については、環境によって黒心を持つ個体の出現頻度が異なっていることが知られている。また、本研究の結果から、個体内でも放射方向および樹高方向で試料採取位置が異なると心材水分分布は一般に異なっていることが明らかである。すなわち、特殊な環境であるクローン集植所の樹幹の一部(たとえば胸高部)のみのデータからおおのこの精英樹クローンの評価を下す場合、その評価の信頼性あるいは再現性は低いと言わざるを得ない。信頼性の高いデータを得るためには、実験計画法に基づく試験設計を行った試験地からの情報を得なくてはならない。最近、検定林もその多くが間伐対象年齢に達するようになってきているので、検定林の間伐木を対象に個体内変異を考慮して調査を行うと上記の3つの問題点は解決することができると考えられる。

検定林の材料を用いた精英樹クローンの評価にあたっては、軟X線法あるいは全乾法と軟X線法の併用により有益な情報が得られるものと結論できる。この場合は樹幹内での変動を把握するために複数箇所から試料を採取して、個体内での分布パターンについて、放射方向(あるいは任意の高さにおける水平方向)分布と樹高方向での分布パターンにわけて評価を行わなければいけない。

軟X線法は本論文で明らかにしたとおり、多くの情報を一括して得ることができ、全乾法に比べて比較的容易にデータを得ることができる優れた方法である。ところが、軟X線法では伐採が必要となるため、実際のスギの育種に役立てようとした場合、本報告で行ったような精英樹クローン集植所から3ラメートずつのサンプリングでも、その費用および所要時間は莫大なものになる。しかしながら、スギの精英樹だけでも3659個体(林木育種推進北海道地区協議会ら2004)選抜されており、これらすべてに対して検定林からの材料を用いて、本研究で行ったような精緻な調査を行うことは非現実的であると言わざるを得ない。また、遺伝的には同一であるクローン内においても、心材水分分布は一致しない場合もある。本研究では、同一クローン内の個体間は互いにすぐ近くにあり、生育環境はほぼ同一であったにも関わらず、クローン内変異が明らかに認められた。この結果の一部には、植栽時のクローンの取り違えなどのミスによるものも含まれているかも知れないが、全部の例がそのようなミスに起因するものとするには無理がある。また、生育環境の違い、具体的には林分間で同一クローンの含水率に差があることが報告されており(藤澤ら1995)、環境条件が心材水分の存在状態に影響する可能性が高いと考えられる。環境による心材水分への影響を考慮すると、1系統あたりの試験地は複数、多ければ多いほどよいということになる。以上のように考えると、心材水分に関するクローン毎の評価を行う作業は莫大なものとなり、このような調査を行うことは現実には不可能である。軟X線法よりも煩雑にならざるを得ない全乾法では、さらに莫大な作業量が必要となる。

本研究をはじめとして、心材水分の研究では、多くの場合間伐木を供試している。もし、精英樹クローンの評価を行うとした場合、当面は間伐木がその対象となるだろう。しかしながら、木材の利用のための品質を向上する目的で遺伝的改良を行おうとした場合、最終目標は主伐時の心材水分の減少あるいはその変動の減少である。スギの精英樹クローンの検定林のうちもっとも高齢なものでも林齢は40年程度であるのに対して、現在のスギの伐期齢は40~60年と考えられ、しかも、現時点ではさらに長伐期化しようとしている。一方、樹齢の増加による心材水分の変化については、現時点ではほとんど情報がない。

このようにみえてくると、精英樹クローンについてその心材水分に関して詳細な評価を行い、データベース化するという試みは現実性がない。

非破壊で簡易な検査法によってスギの心材水分を調査することができれば、異なる環境に生育する遺伝的に同一あるいは近縁の多数の個体を材料として調査を行い、環境の影響や遺伝と環境の交互作用について検討することが可能となる。非破壊での調査を複数回行えば樹齢の上昇とともに心材の水分状態が変化するかどうかを検討することができる。現時点で樹木の水分状態を効率よく非破壊で測定する方法としては横打撃共振法が唯一のものであり、本研究でもこの手法を検討した。しかし、横打撃共振法はその前提(横打撃共振に関わるヤング係数と木材の密度が個体間で一定と考える)からも、また採取したデータからも、明らかに心材含水率の推定精度が低い。さらに、樹高方向を考えると、横打撃共振法で推定できるのは打撃部位付近のみであるのに対して、スギでは個体内樹高方向の心材水分分布の変動が著しい。横打撃共振法での推定は地上から手の届く範囲のみに限られる。はしごなどをかけて高い地上高での横打撃共振法の実施は不可能ではないが、測定効率の著しい低下を招

く。推定精度の低さと限定された測定地上高から、横打撃共振法もまた遺伝的系統の評価に適当な方法であるとは言えない。

図-6.6は、胸高部の横打撃共振法の結果（クローン平均値によるクローンの順位）と胸高部の心材平均含水率（クローン平均値）を比較したものである。多少の間違ひはあるものの、横打撃共振法の結果（1/dfの順位）と心材平均含水率の順位はほぼ一致している。すなわち、心材平均含水率の遺伝的系統毎の順位を横打撃共振法で決定することが可能であると考えられる。そこで、第六章で横打撃共振周波数を調べたのち伐採して平均含水率を調べた15クローン103個体のデータをもとにして、1/dfでの順位によりクローンを選抜したときの選抜効果に関するシミュレーションを行った。選抜は1/dfをクローン毎に平均し、その結果の順位に基づいた。選抜効果は選抜されたクローン集団の個体値より計算された集団の平均値などを選抜前の全個体の平均値などと比較した。

図-7.1と表-7.1に、第六章のデータから選抜集団の平均値と標準偏差を算出して、改良効果を示した。選抜率を約25%として15クローン中1/df下位（含水率が低くなると期待）の4クローンを選抜すると、その心材含水率の平均値は77.2%、約50%の選抜率に相当する下位7クローンの平均値は103.2%となり、全クローン平均値131.2%に対して著しい含水率の低下が得られることになる。すなわち、遺伝的系統毎の評価にはかなり危険性が高い横打撃共振法を用いても、遺伝的系統間の順位付けおよび順位による選抜によってもたらされる改良効果は絶大なものである。横打撃共振法による選抜では、たとえば、図-6.6の上都賀2号のように、本来心材含水率が低い系統を高い系統として誤って選抜対象から除いてしまう場合がありうる。また、逆に上都賀4号のような含水率が高い系統を選抜してしまう可能性もある。すなわち、間違ひが混入することは十分考えられることである。この間違ひの混入による影響を最小限にとどめる方法として、選抜強度を低く保つ（=選抜率を高くする、以下弱い選抜）という方法がある。この方法の欠点としては、得られる改良効果が小さくなることが挙げられる。一方、利点としては、選抜された系統数が多いので、他の形質、たとえば、成長や樹幹形やヤング係数などでさらなる選抜が可能であるということの意味する。スギにおいて改良すべき形質は心材含水率にとどまるわけではない。約75%の選抜率（11クローンを選抜=悪い4クローンを落とす）で弱い選抜を行うと、心材含水率の平均値は108.9%となる。この結果は、選抜率25%と比べると改良効果がかなり低いが、選抜率50%と比べるとほとんど変わらない（図-7.1、表-7.1）。

図-7.1をみると、選抜された集団（図-7.1の細線）は選抜前集団（図-7.1の太線）にくらべそのバラツキも小さくなっていることがわかる。正規分布と仮定して選抜集団の5%上限値と下限値を計算した結果を表-7.1に示す。選抜集団の5%上限値は、25%の選抜率で心材平均含水率121.6%となる。このことより、実際に選抜を行うと、比較的弱い選抜（選抜率20~30%程度）で選抜集団の心材含水率の上限が120~130%程度になると予想できる。

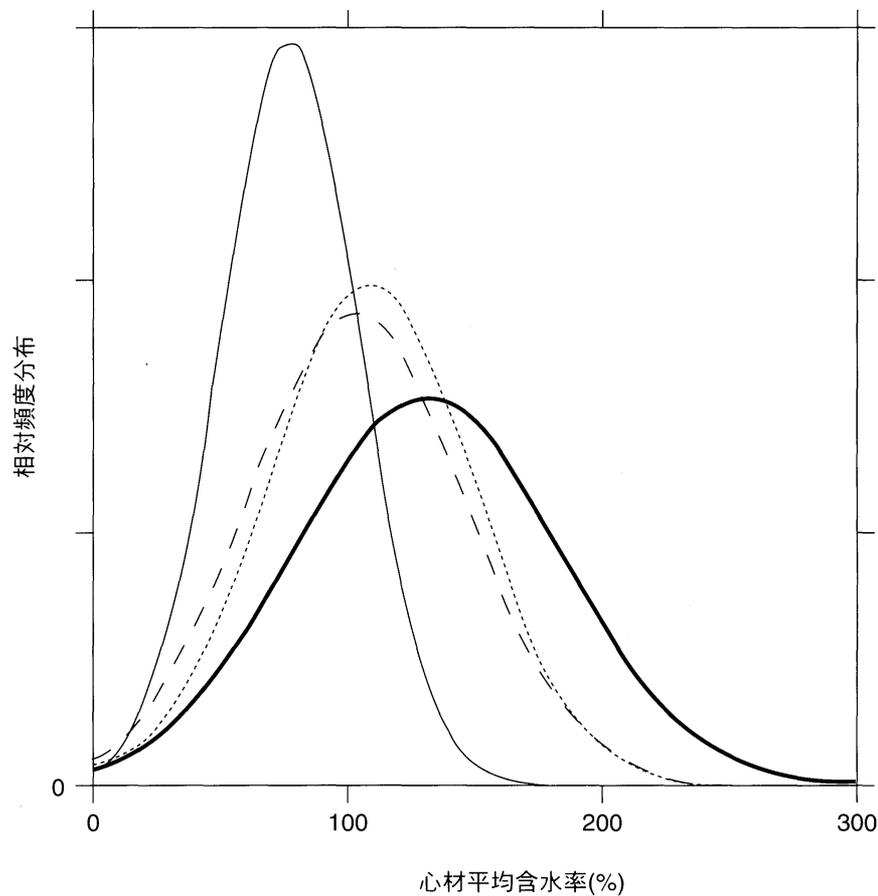


図-7.1 横打撃共振法の結果によってクローン選抜を行ったときの心材平均含水率の改良効果  
実験データ(平均値と標準偏差)より正規分布としてグラフ化した。

太線：選抜前の母集団(15クローン, n=103)。 細い実線：25%選抜(4クローン, n=31)。  
細い長破線：50%選抜(7クローン, n=49)。 細い短破線：75%選抜(11クローン, n=75)。

表-7.1 第6章での結果に基づいた心材平均含水率の改良効果のシミュレーション結果

集団	選抜前	25%選抜	50%選抜	75%選抜
構成クローン数	15	4	7	11
個体数	103	31	49	75
心材平均含水率 (%)	131.2	77.2	103.2	108.9
標準偏差 (%)	52.2	27.1	42.8	40.3
5%上限値	216.8	121.6	173.4	175.0
5%下限値	45.6	32.8	33.0	42.8

このように胸高部の心材平均含水率は、横打撃共振法による遺伝的系統間の順位付けの結果に基づく遺伝的系統の選抜によって大きく改良されることが期待できる。横打撃共振法による検定林の約1000個体の測定は2人×2日未満であったが、同じ検定林からの間伐木で胸高部の心材含水率を測定したとすると、本数1/3の間伐だとしてもその5~10倍程度はかかると考えられる。横打撃共振法は、心材含水率の推定精度がやや低いが、非常に効率的な測定が可能な手法であり、このような簡易検定法による遺伝的系統の選抜を行うことにより実現される、心材含水率という材質形質の遺伝的改良効果は絶大なものである。すなわち、心材含水率の遺伝的改良を行う場合、全乾法や軟X線法によって多大な労力をかけて信頼性の低い「評価」を行うかわりに、横打撃共振法のような簡易検定法を用いて遺伝的系統の順位付けをおこない、その順位に基づく「選抜」を行う方が適切であろう。

これまで胸高部における心材含水率の遺伝的改良効果を考察したが、個体内変異については考慮してこなかった。上記のような胸高部の遺伝的改良によって、個体内変異はどのように変化するであろうか？ 本研究では、個体内変異のパターンは個体間でバラバラであると結論した。この結論からは、上で行ったシミュレーションのような胸高部での遺伝的改良が樹幹上部についてどのような効果をもたらすのか不明である。しかしながら、図-2.6によれば、含水率の樹高方向変化パターンのうち、Type (の頻度が高い。また、表-3.4によれば、心材中に占めるwet areaの面積割合の樹幹下部から樹幹中央部(地上高4 m程度)までの変化パターンも、Type\またはType |がほとんどであった。これらの事実から、胸高部の心材含水率が低下すると、樹幹下部、特に胸高部から地上高4 m程度までにかけて、心材平均含水率も心材中のwet areaの割合も低くなる場合が多いと考察できる。樹高方向の個体内変異を考慮すると、胸高部における改良の結果、さらに大きな改良効果が一番玉部分で期待できると推察される。

スギの心材の水分分布を遺伝的に改良するという目的にとっては、横打撃共振法のような非破壊で、簡易で、ある程度の精度をもつ手法によって、遺伝的系統の順位付けを行い、弱い選抜を行うという方法がもっとも妥当であると考えられる。他の形質とあわせてさらに選抜をおこなった上位の少数の遺伝的系統については、軟X線法や全乾法のような破壊的で、煩雑で、そのかわり精度の高い手法による評価(個体内変異の評価も含む)を行っていく方が望ましいであろう。

### 7.3 スギのwetwoodの形成に関する考察

本研究の結果ならびに本章7-1で考察したとおり、スギではwetwoodの発生が普遍的である。しかし、その発生活合、すなわち、心材におけるwetwoodの発達程度は、個体内の部位間、個体間、そして遺伝的系統間で大きく異なっている。この結果として、スギ心材の生材含水率には個体内部位間、個体間、遺伝的系統間で大きな変動が生じている。さらに、スギ材の利用にとっては、心材水分の変動が欠点となっている。本章7-2で考察したとおり、スギの欠点である心材水分の量を少なくし、かつその変動を小さくするような遺伝的改良は可能である。本研究では、現象を把握してその解決法を提示したことになるが、これだけではスギのwetwoodについて理解したことにはならない。本章7-3においては、スギのwetwoodの理解のために、本研究の結果からwetwoodの形成について考察する。

まず、「心材化」について考察する。心材とはその定義（第一章1-2-1）から、1) 生きた細胞の存在しない部位、である。それと同時に、重要な心材の特徴として（スギなどの着色心材樹の場合）、2) 心材色を呈する部位、を挙げることができる。また、3) 白線帯化（すなわち早材仮道管内腔から自由水が消失すること）に引き続いて形成される、ということも心材の特徴としてよいだろう。さらに、wetwoodが発達しない樹種（ハードパインなど）では、4-1) 心材の仮道管内腔には自由水がほとんど存在しない、あるいはwetwoodが発達する樹種（スギなど）では、4-2) 心材仮道管内腔に自由水が存在する、すなわちwetwoodが発達する場合がある、を挙げることができるだろう。辺材が心材の特徴を呈するようになる過程を「心材化」と定義すると、上記の1)から4)の全てが生じる過程を「心材化」と呼ぶべきであろう。すなわち、心材化とは、辺材では生きている放射柔細胞が死細胞となりはじめ、かつ仮道管内腔からの脱水が生じる辺材と白線帯の移行に始まり、心材色の着色が完了して、場合によっては仮道管内腔への自由水の再侵入が起るまで、を指す。

放射柔細胞の生存率は、ほぼ100%である辺材と白線帯の境界付近から髄に向かって減少し、白線帯と心材の境界で0%となる(Nobuchi & Harada 1983, Nobuchi *et al.* 1982, 1985, 1987)。この漸次的に放射柔細胞の生存率が低下する過程と並行して生材含水率は低下し(Nobuchi & Harada 1983, Nobuchi *et al.* 1985)、生存率がある程度低下してから放射柔細胞の着色が始まり(Nobuchi *et al.* 1982)、同時に心材フェノール成分量も増加する(Nobuchi *et al.* 1985, 1987)。これらの心材化の過程は白線帯において生じる変化であり、白線帯はまさに心材化が進行している辺材と心材の移行材である。

本研究で明らかになった事実の一つとして、心材最外層の薄い心材色を呈する部分(Nobuchi *et al.* 1982の"transition zone", 生きた細胞が存在する領域における放射細胞の着色が見られる部分に相当)にはwet areaが存在しないことを挙げることができる。この薄い心材色を呈する部分は、いままさに心材色の着色が進行している部分であると考えられる(第三章)が、薄い心材色を呈する部分が典型的な心材に変わるあたりで著しい水分の再侵入が起こったと考えられる試料が存在した(図-3.13)。Nobuchi & Harada (1983), Nobuchi *et al.* (1985, 1987)の報告で含水率の放射方向分布が示されている供試材料には、心材の外側の含水率が高い(本研究でのType 3に相当する)ものが多いが、ここでも白線帯と心材の境界のすぐ内側(心材側)で急激な含水率の上昇が認められる。このことから、放射柔細胞の生存率が0%に近づいて心材色の着色(この時点では「薄い」心材色)が始まった後に、仮道管内腔への自由水の再侵入が起っていると考えられる。よって、心材の特徴の一つ(前述の心材の特徴の4-2)である仮道管内腔への自由水の再侵入は、心材化の最終段階に起る事象であると考えられる。

以上の考察に基づき、スギの心材化のモデルを構築した(図-7.2)。図-7.2では年輪単位で心材化の過程を図化した。A時点では辺材であった年輪が、B、Cと時間を経過するとともに放射柔細胞の生存率が徐々に低下し、早材仮道管より自由水の脱水が進行する。典型的な白線帯となったD時点では、年輪のターミナル部を除いてほとんどの仮道管で脱水が生じており、放射柔細胞の生存率もかなり低下する。Eでは薄い心材色を呈する部分が出現するが、少ないとはいえまだ生存している放射柔細胞も存在する。F時点では年輪の内側(髄側)に典型的な濃色の心材部が存在する。この時、モデル図では薄い心材色を呈する部分も年輪内に存在し、ゆえに柔細胞生存率は0ではない。スギでは、F時点で仮道管への自由水の再侵入が起る場合がある。年輪全域が心材となった(放射柔細胞の生存率が0で濃色の心材色を呈する)Gでは、Fに引き続き仮道管への自由水の再侵入があった場合はwet areaとなり、なかった場合はその年輪のイニシャル部とセンター部はdry areaとなる。以上の過程

において、年輪ターミナル部には自由水が常在する。F時点で自由水の再侵入が不完全であった場合は、wet areaとdry areaの中間型である、moderate moisture areaが形成される。

この仮説に基づくと、本研究で観察された事象を以下のように説明できる(図-7.3)。Wet areaの分布パターンType 1(図-7.3の1)では、図-7.2のF時点での自由水の再侵入が起ることがないため、心材にはwet areaが形成されない。Type 2(図-7.3の2)では、髓近くでのみ心材化の最終段階としての自由水の再侵入が発生したと考えられる。Type 3(図-7.3の3)では、ある時期(たとえば髓から10年輪から15年輪にかけて)は心材化の最終段階として自由水の再侵入があったが、髓付近のdry areaやmoderate moisture areaでは心材化の最終段階としての自由水の再侵入がなかったか、あるいは不完全であったと考えられる。Type 4(図-7.3の4)では、心材化の最終段階である自由水の再侵入が常に起ったと考えられる。Type 5(図-7.3の5)では、部位(図の左右)によって自由水の再侵入が起こったり、起らなかったりしたため、最終的に心材中で非対称のwet areaの分布を示す様になったと考えられる。

これまでの考察では、心材化の最終段階としての仮道管への自由水の再侵入が一度生じると、その仮道管にはその後も引き続き自由水が存在すると仮定して考察してきた。本論文第5章の結果からは、夏の終わりから秋にかけての小規模な横打撃共振周波数の変化以外には、樹幹内の水の移動はないと考えられる。少なくとも、横打撃共振法で検出可能なくらいの大規模な移動はないとするのが妥当であろう。夏の終わりから秋にかけての小規模な変化については、実際にどのようなことが起っているのか不明であり、心材中の自由水が移動するかどうかについてはさらなる研究が必要である。

Nobuchi *et al.* (1982)は温帯におけるスギの心材化は、形成層活動が休止に向かう夏の終わりに始まり、形成層活動が再開する春まで継続すると結論している。この根拠として、まさに「心材色の着色」を行っている辺材から心材への移行部("transition zone", 本研究での「薄い心材色を呈する部分」)の放射方向の幅が、形成層活動期には小さく、形成層休止期には大きくなっていることを挙げている。第五章のとおり、本研究では横打撃共振法による横打撃共振周波数が夏の終わりから秋にごく小規模な変化を起こしていた。このごく小規模な変化(すなわち樹幹内の水分状態の変化)の時期とNobuchi *et al.* (1982)が心材化活動の始まりと考えている時期とが一致していることは非常に興味深い。

心材化の最終段階に起る事象である自由水の仮道管への再侵入が遺伝的に制御されていれば、再侵入の結果であるwet areaの分布パターンや含水率が遺伝的に制御されていることも理解できる。同一クローンであってもラメート間で水分分布パターンが異なることについては、再侵入するべき自由水の供給が環境条件によって異なると考えると理解しやすい。つまり遺伝的に制御された何らかの形質によって、心材化の最終段階で自由水が仮道管に再侵入できる様になっていたとしても、環境条件によって入るべき水がどこからも供給されない状態(極端な例では旱魃)であれば、自由水は再侵入することができないはずである。

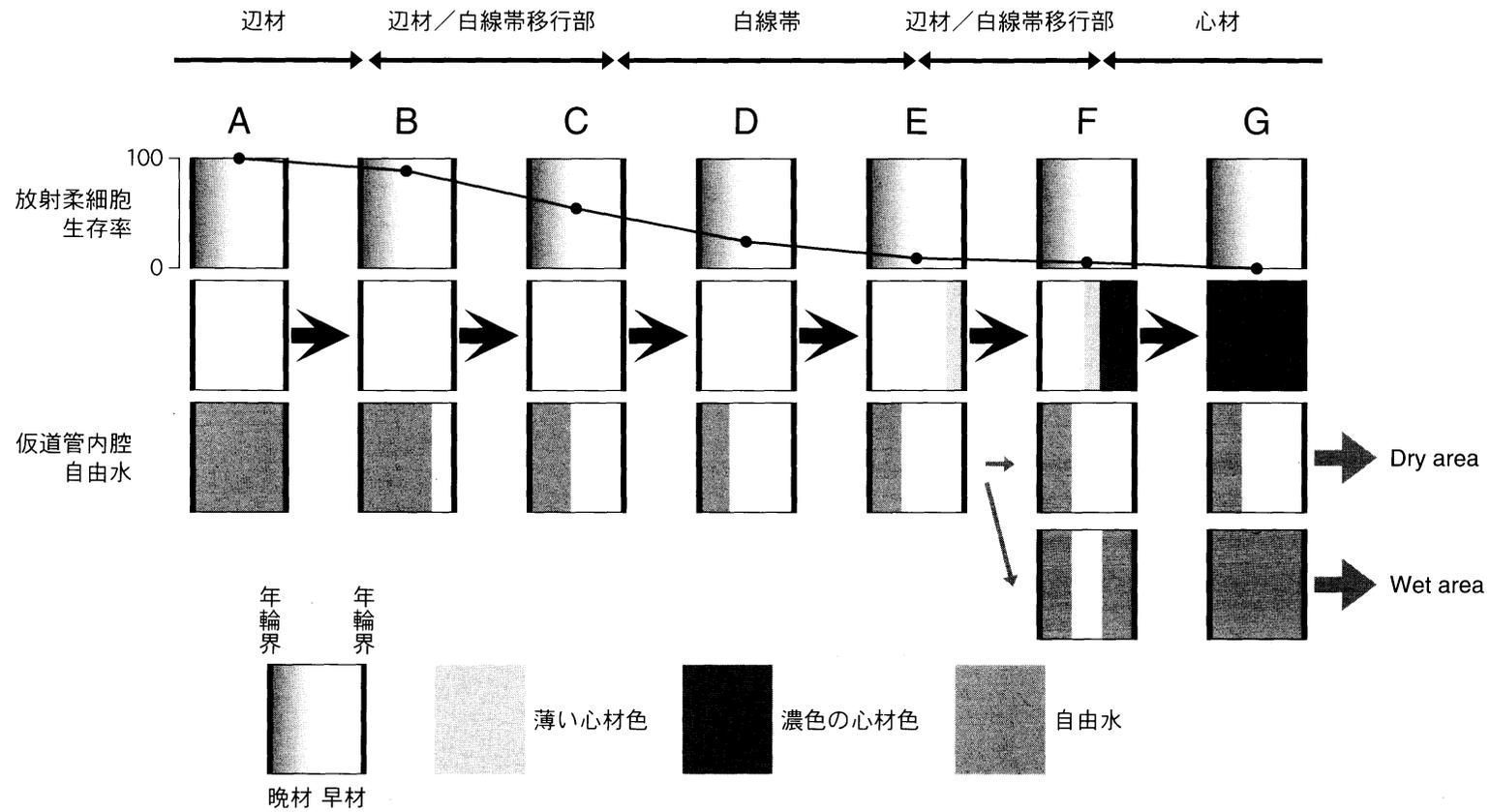


図-7.2 スギの心材化のモデル

矢印の方向は時間の経過をあらわす。

A: 辺材。B, C: 辺材から白線帯への移行。D: 白線帯。

E: 白線帯から心材への移行 (薄い心材色の着色)。

F: 心材色 (濃色) の着色, 場合によっては仮道管への自由水の再侵入。

G: 心材の完成 (心材化の完了)。

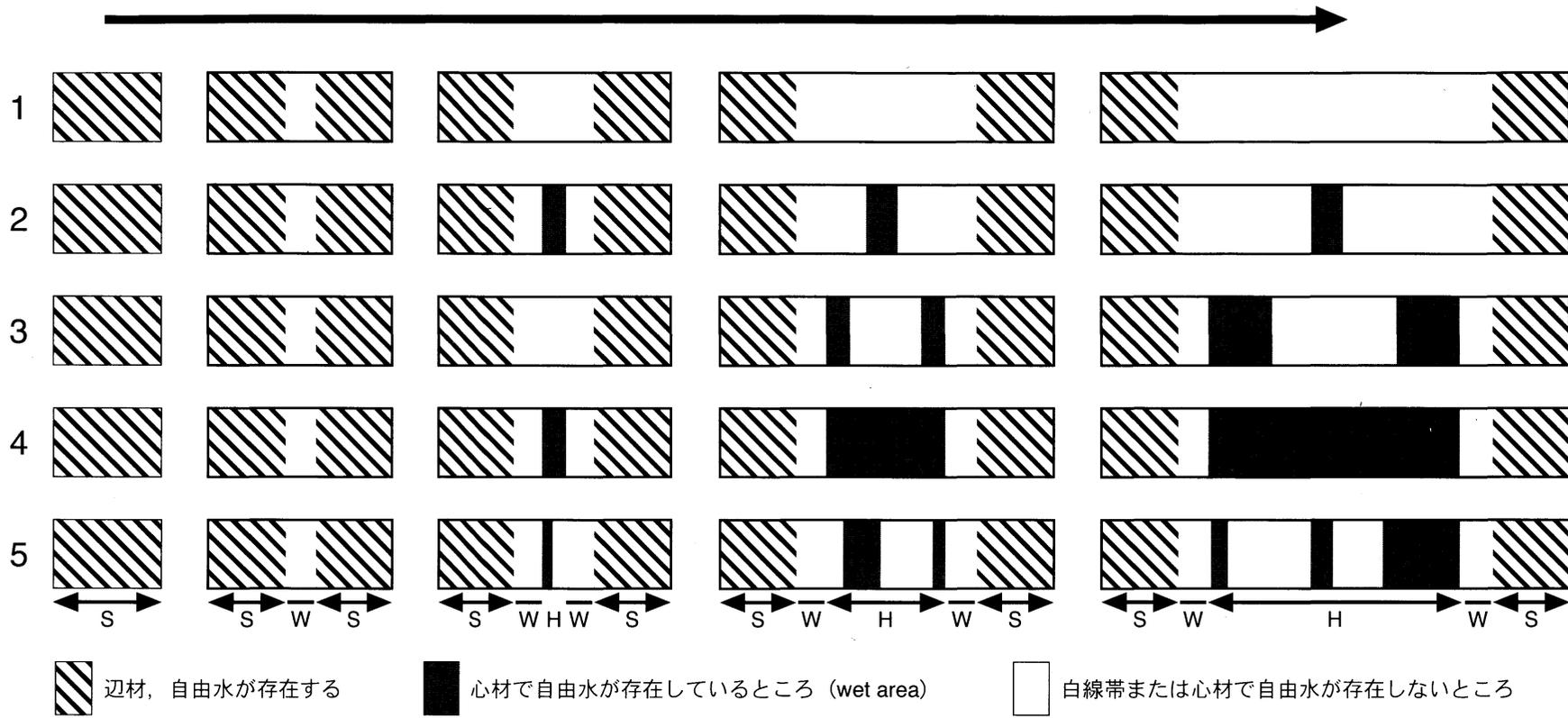


図-7.3 Wet areaの分布パターン別のwetwoodの形成モデル  
 図の上の矢印は時間の流れを示す。左の数字はWet areaの分布パターン  
 のタイプの番号。図の下のアルファベットは、S: 辺材, W  
 : 白線帯, H: 心材。

化学的にwetwood(あるいはスギの黒心)の形成を研究した例の多くでは、カリウムの寄与が取り上げられることが多い(Worrall & Parmeter 1982, 石井ら 1984,1985, 氏家 1984, 石井・深沢 1987, 深沢 1989, 森川ら 1996, Kubo & Ataka 1998, 西澤ら 2003)。阿部ら(1994b)は、スギの黒心の原因物質の一つとして炭酸水素カリウムを同定した。一方, Jeremic *et al.* (2004)は、バルサムモミ (*Abies balsamea* (L.) Mill.) では、通常の心材とwetwoodで灰分としてのカリウム量は類似していると述べている(ただし、結果の表中ではwetwoodのカリウム量が多い)。最近、スギの黒心の軸方向柔細胞にカリウムが局在していることが示された(松永ら 2003)。Kuroda & Shimaji (1983)は、スギの心材色をもたらす色素の生合成に関して、放射柔細胞と軸方向柔細胞の両方が関わっていて、それぞれ別の色素を生産していると報告した。カリウムのwetwoodおよび黒心への寄与と松永ら(2003)およびKuroda & Shimaji (1983)の結果をあわせて考察すると、カリウムの軸方向柔細胞への蓄積によって軸方向柔細胞での心材色素の生合成に変化が生じて黒心成分が合成されると考えることもできる(あるいは黒心成分の合成の結果カリウムが蓄積された)。しかしながら、Kuroda & Shimaji (1983)はスギ心材色のうち、赤系統の色が軸方向柔細胞に、濃い色が放射柔細胞に由来すると考えている。

もし、カリウムがスギのwetwoodの形成要因だとすると、そのカリウムはどのように心材に集積したのだろうか? 岡田ら(岡田ら 1995, 1996, 1997, 2003, 岡田 2001)はアクチバブルトレーサー(放射能を持たない元素だが中性子照射によって放射能を持つようになる元素)、重水、水の水素同位体を用いて無機成分と水の心材への移動について研究した。アクチバブルトレーサーとして、カリウムと同族の元素でイオン半径とイオン化ポテンシャルがカリウムと極めて近いルビジウムを用いた。ルビジウムを水溶液として樹幹注入したところ、注入後10日で、注入したルビジウムは心材に移動していた。ルビジウムは自由水中の拡散により心材に移動したのではなく、放射組織により能動的に辺材から心材に取り込まれたと考えられている。ルビジウムは、心材の最外部には能動的に取り込まれていると考えられたが、心材の内方へは拡散により心材最外部から移動していると考えられた。これらルビジウムの動きは、性質のよく似ているカリウムでも同様であると考えられる。重水を用いた実験では、注入から半年後でも、重水は心材からは検出されなかったので、水はルビジウムとは異なって極めてゆっくりと移動していると考えられた。水素同位体を用いた実験では、辺材と心材と白線帯の間では自由水の行き来に制限があると考えられた。Worrall & Parmeter (1982), 石井・深沢 (1987)は、カリウムなどの陽イオンの存在によって心材の浸透ポテンシャルまたは浸透圧が上昇し、その結果、水が心材に移動してwetwoodが形成されると考えている。この説明は、岡田ら(岡田ら 1995, 1996, 1997, 2003, 岡田 2001)の結果である、ルビジウムと水は心材への取り込まれ方が違うということをうまく説明できる。すなわち、カリウムが先に心材に取り込まれ、浸透ポテンシャルが上昇し、浸透ポテンシャルの差によってゆっくりと水が心材に移動する。このようにwetwoodの形成においてカリウムが何らかの寄与を果たしていることはほぼ間違いないと考えられるが、現時点ではまだwetwoodの形成におけるカリウムの役割が明らかになったという段階に至ってはいない。

以上の考察と本研究の結果を総合して以下のように結論した。1)心材へのカリウムの取り込みや自由水の再侵入といった現象は心材化の一過程である。2)心材の特徴(たとえば色、心材率、心材の抽出成分など)は種や遺伝的系統の特性であり、wetwoodの発達も遺伝的に制御されている心材化の過程の一つとして考察されなければいけない。3)心材化の一過程である、心材へのカリウムの取り込みと自由水の再侵入のどちらかあるいは両方について、その経路および移動力の源についてなんらかの遺伝子が関わっている。

Wet areaの心材中での分布に関して、規則分布と不規則分布の二種類が観察された。規則分布するwet areaの分布パターンは、遺伝的系統内の個体間では一般に似ており、類似性の程度は遺伝的系統の特徴とできた。一方、遺伝的系統内の個体間で水分分布パターンが異なっている場合は、不規則分布するwet areaが多く観察された。不規則分布は、地上高が高い部位で高い頻度で観察された。節、虫害などによる外傷などの周りではwet areaは不規則分布が多く観察された。これらの事実から、以下の仮説を提案する。

仮説A: 規則分布を示すwetwoodは、遺伝的に規定されているwetwood (genetically defined wetwood) で、その分布パターンは遺伝的系統の特徴とすることができる。

仮説B: 虫害などによる外傷の周囲、枝打ち跡または枯れ枝付近からの微生物の侵入に対して、心材に水分が集積することがある。これら二次的な要因によって発生するwetwood (secondarily induced wetwood) は不規則分布を示し、外傷などのまわりに局在する。

規則分布は心材内で髄を中心とした対称形をとる。すなわち、心材化の最終段階としての仮道管内腔への自由水の再侵入が、特定の水平面上でほぼ同時に起こっていると考えられる。規則分布は遺伝的系統内個体間の類似性が高い。すなわち、規則分布において水分が存在するかどうかは、心材への自由水の再侵入にかかわる遺伝的な形質によって規定されている。なお、本研究の結果(第四章)や第一章でのレビューのとおり、wetwoodの発達について種または属レベルでの差が認められている。このことはwetwoodの形成が遺伝的に規定されているという仮説Aを支持するものと考えられる。

Wetwoodの形成の原因として、嫌気性バクテリアの活動を挙げることが多い(たとえば、Hartley *et al.* 1961, Ward & Pong 1980, Ward & Zeicus 1980, Shigo 1986)。ところが、たとえば、Ward & Zeicus (1980) の論文に示されているTable 1に見られるとおり、wetwoodから嫌気性バクテリアが検出される場合と検出されない場合があり、また嫌気性バクテリアは辺材や「健全な」心材からも検出されることがある。Panshin & de Zeeuw (1980) は、wetwoodへの微生物の関与が針葉樹については広く受け入れられてはいないとしている。伊藤 (1996) は、スギの様々なタイプの黒心から微生物の分離を試みた結果、典型的な黒心に対する微生物の関与には否定的な結果を得たが、傷害などに関与する黒色部組織には菌類が関与すると結論している。石井ら (1985)、石井・深沢 (1987) はトドマツの「若干の」壁孔にバクテリアを発見したが、水分の侵入の後にバクテリアが侵入すると考えた。このように微生物の影響について意見が分かれているが、仮説AおよびBのように2種類のwetwoodがあると考えると、wetwoodから微生物が必ずしも検出されないことがうまく説明できる。本研究において不規則分布するwetwoodが樹幹上部で多く観察されたが、本研究での「樹幹上部」は心材が存在する程度以上には太くなった部分であり、たとえば樹高20 mの個体で地上高12 mなどを指す。このあたりでは生き枝も多いが、枯れ枝や枯れかけの枝が混じっており、すなわち、微生物の侵入が起きやすい部分である。遺伝的に規定されているwetwoodと二次的な要因によって発生するwetwoodは同所的連続的に存在する(同一水平面上に同時に出現する)ことがある。この場合、不規則分布するwet area (二次的な要因によって発生したwetwood) から規則分布するwet area (遺伝的に規定されているwetwood) に微生物が侵入することによって、規則分布するwet area (場合によっては「典型的な黒心」) から微生物が検出されることもありうるだろう。黒田 (1997) は、傷害に起因すると考えられる変色材(ボタン材)の発生について、微生物の関与については否定的で、傷害が材の変色を引き起こしていると考え、遺伝的に黒心になりやすい個体の典型的黒心と傷害に起因する変色材を分けて考察している。

農林水産省林野庁森林総合研究所・農林水産技術会議事務局(1995)は、1) 遺伝的な要素が強いために発現するタイプ、2) 主に傷害による刺激で発現するタイプ、3) 暗色枝枯病の菌が原因で発現するタイプ、の三種類を黒心の発生原因として分類した。このうち1) は遺伝的に規定されているwetwoodに、2) と3) は二次的な要因によって発生するwetwoodに相当すると考えられる。不規則分布するwet areaと心材中の黒色部分の範囲が一致しない場合が認められたが、この場合の黒色物質は微生物の侵入により(あるいは侵入に備えて)スギが生合成した物質であって、自由水の再侵入およびいわゆる典型的な黒心の発達とは独立した事象であると考えられることによって、黒色部分の分布と水分の分布の違いを説明することができるだろう。

二次的な要因によって発生するwetwoodにも、その発生の仕方に遺伝的な差があると考えられる。本研究の供試木のいくつかでは伐採以前に成長錐でのサンプリングが行われたものがある。これらの供試木の中には、成長錐サンプリングによって誘導された偽心材の形成時にwetwoodが形成されたと考えられる個体(たとえば、図-3.18)も存在したが、この場合にwetwoodがあまり発達しない個体(たとえば、図-3.2)も存在した。郷台1号(図-3.25)は、本研究での水戸クローン1、水戸クローン2、関東17号検定林で材料としたが、その全てのラメートで心材中の水分は非常に少なかった。一方、このクローンはスギカミキリ感受性クローンとしても知られており、上記のどの試験地でも、また筆者が訪れた他の複数の試験地でも、スギカミキリの食害に起因する著しい樹体の損傷を受けていた個体が多く認められた。図-3.25の供試木72ではスギカミキリの食害に起因すると思われる腐朽部が存在しており、微生物は既に侵入している上に、供試した時点でも容易に微生物が侵入できる状態にあったと言える。本クローンの供試木では、スギカミキリに起因する腐朽部(図-3.25矢印)や二又の幹分れの周囲(図-3.25、供試木73の試料O、P、Q)にはwet areaが存在していたが、その面積は小さいものであった。これらの観察結果から、郷台1号は二次的な要因で発生するwetwoodをあまり発達させることがないクローンではないかと考えられる。黒田(1997)は、遺伝的な要因によって外傷に伴う変色が濃くなる個体が存在すると考察している。スギ以外の樹種でも、傷害に起因すると考えられる変色材の発達程度が遺伝的に制御されていると考えられている(Shigo *et al.* 1977)。

遺伝的には同一であるクローン内のラメートは、水分分布が似ているがまったく同一ではなく、かなり違う場合も存在した。この原因の一つとしては、不規則分布の存在が寄与していると考えられる。しかし、ラメート間の環境条件の違いにも原因を求めることができる。遺伝的に水分の再侵入を行うことが規定されていても、再侵入すべき水分の供給がなければ再侵入はあり得ない。そこで以下の仮説Cを提案する。

仮説C: 遺伝的に心材に水分が集積しやすい個体であっても、心材に集積すべき水分の供給がおぼつかない場合は心材に水分は集積しない。

仮説Cに関わる水分の供給を制限する要因として、土壌中の水分の多少や、たとえば、旱魃や根の傷害や昆虫などによる葉の食害などといった環境条件の違いを挙げることができる。また、水分供給を制限する要因として、樹幹の解剖学的形質の変異を考えることもできる。クローン内ラメート間で成長形質やさまざまな解剖学的形質が異なる場合も多い事実から、遺伝的に同一であっても環境条件により心材への水分の再侵入に関する何らかの形質が規制されると考えるのが自然だろう。個体内でwetwoodの分布パターンに変異があることについては、心材への水分の再侵入の際水分の通路となる部分に個体内変異が存在し、たとえば胸高付近では水分の通路が確保されているが地上高4 mでは閉ざされている、あるいは、たとえば髓付近には水分の通路があつて髓から10年輪では通路が塞がっていると考えると理解できる。さまざまな解剖学的形質(たとえば、密度、細胞壁率、仮道

管長、仮道管 $S_2$ 層マイクロフィブリル傾角など)で放射方向と樹高方向両方に個体内変異が存在することは広く知られている(たとえば、深沢 1967, 平川・藤澤 1996, 山下ら 2000)。どのような解剖学的形質が心材への水分集積に関わっているか不明であるが、どのような形質であっても個体内変異が存在することは予想できる。

さまざまな解剖学的形質のうち、心材での水分分布に関係していると考えられてきたものとして、仮道管相互壁孔の閉鎖の状態(以下、壁孔閉鎖)を挙げることができる。石井ら(1985)、石井・深沢(1987)は、トドマツの生材から採取した試料で壁孔閉鎖について、完全閉鎖、開放、不完全閉鎖(トールスの一部が壁孔縁から浮いている状態、すなわち液体や気体は壁孔を通して自由に行き来できると考えられる)の三種類を観察した。トドマツ水食い材では、含水率の低い(つまり水食い材ではない)心材に比べて、壁孔が完全に閉鎖していない場合の多いことから、仮道管相互壁孔の不完全閉鎖が水食い材の形成原因の一つであると考えた(含水率の低い心材での完全閉鎖した壁孔の割合は55%であった)。Nobuchi & Harada (1983)はスギの心材の壁孔閉鎖率を約60%としている(ただし、不完全閉鎖については言及していない、また、白線帯も含水率の高い心材も含水率の低い心材も壁孔閉鎖率にほとんど違いがない)。Fujii *et al.* (1997)は、スギの心材で試料により完全閉鎖率が10%以下から60%程度までのバラツキを観察し、閉鎖率は生材含水率とほとんど関係がないと報告している。Kubo *et al.* (2001)は、いくつかのクローンでは他のクローンに比べて心材での壁孔開放率が高いことと、黒心で心材含水率が高い個体では赤心で心材含水率の低い個体に比べて心材での壁孔開放率が高い傾向にあり、壁孔閉鎖が心材含水率と関係あるかもしれないと述べている(不完全閉鎖については触れておらず、壁孔開放率の心材での最低値は10%以下である)。Matsumura *et al.* (2005)は、心材の黒色度の違いと壁孔閉鎖率はあまり関係がなく、壁孔閉鎖率と心材含水率の関係はない、としている(不完全閉鎖は閉鎖率に入っておらず、心材での閉鎖率の範囲は9~80%であった)。以上の報告からは、研究によってその結果がまちまちであり、心材の水分分布に仮道管相互壁孔の閉鎖が関係あるかどうか不明である。

ここで興味深い点を挙げると、どの報告でも壁孔閉鎖だけで考えると、かなりの割合の個体で40%以上の仮道管相互壁孔は水が通ることができるような状態(開放または不完全閉鎖)であった。一方、Sano & Nakada (1998)は、フェノール性物質と思われる"incrusting material"がスギの心材の壁孔壁に厚く堆積していることを報告している。このincrusting materialは、マルゴに堆積してその柔軟性を低下させることによって壁孔の完全閉鎖を妨げているとも考えられる。また、incrusting materialは壁孔壁のほとんどを覆う様に堆積している場合もあり、こういった場合は壁孔閉鎖の状態は開放であっても水分通導は妨げられていると考えられる。以上を考慮すると、壁孔閉鎖は心材水分分布の変異を生じさせる原因のひとつとなりうる可能性はあるものの、決定的な要因ではなく、よって、報告によってその結果がまちまちであると結論できる。

本論文第四章でも、解剖学的形質とwetwoodの関係について検討した(表-4.2)が、その関係は明らかにできなかった。現時点では、心材への水分集積にどのような解剖学的形質が関わっているかは不明である。

アヤスギとクモトオシは、九州におけるスギの栽培品種として有名であり、本研究でも水戸品種の一部として供試した。この2品種は、心材水分分布について両極端を示す(図-2.4, 三輪 1985, 亀井・津島 1988, 見尾 1988, 河澄ら 1991a, b, 松村ら 1994, 平川ら 2004)。アヤスギは、心材にwet areaがほとんど存在しないwet area分布パターンType 1の典型を示し、心材含水率は低い。一方、クモトオシは、胸高付近の樹幹下部ではほとんどの心材がwet areaで占められるType 4の典型を示し、心材含水率は高い。これらの多くの互いに独立した研究結果で心材水分の分布についての特徴が共通していることより、アヤスギとクモトオシという品種では環境条

件にあまり関係なくそれぞれの特徴が発現していると言うことができる。しかし、クモトオシに関しては1林分32個体を供試して調べた例(林野庁1996)では、品種内を平均した心材含水率では209%であり「水分が多い」という状態であるが、少なくない供試木で試料ブロックの含水率として120%程度の心材含水率が観察されており、クモトオシでも心材水分が少ない場合がありうることを示している。ただし、この試験においては、通常地上高1.2mの部分で含水率を測定しているが、そうでない場合もあり(ただし個々の材料の供試地上高は不明)、本研究の結果(図-2.4)から考えると個体内地上高の差が影響した可能性もある。一方、林野庁(1996)によるアヤスギについての結果は、3つの林分でそれぞれ16-33個体ずつを供試して調べた結果、数個体のごく一部の試料を除き心材含水率は100%以下であった。なお、アヤスギもクモトオシもさし木品種であるが、前者は少数ではあるが複数のクローンで構成されていて、後者は単一クローンであると考えられている(宮島1989, 高田・白石1996)。林野庁(1996)は、アヤスギとクモトオシの他にも在来品種や精英樹クローンを供試している。このうち単一または少数のクローンから構成されていると考えられる在来品種と精英樹クローンの遺伝的系統内の個体間変異を検討すると、本研究の結果と同じく、一般的に似ているが、違う場合もあり、個体間変異の大きさは遺伝的系統間で異なっていた。遺伝的変異が小さいと考えられる品種内や遺伝的には同一のクローン内の個体間差を検討した結果、以下のような仮説Dを提案する。

仮説D: 遺伝的系統の特徴として、心材水分が環境条件によらず少ない遺伝的系統、心材水分が環境条件によらず多い遺伝的系統、環境条件の影響で心材水分が変わりやすい遺伝的系統、の三種類が存在する。

仮説Dに従うと、アヤスギやクモトオシといった遺伝的系統は心材水分が環境に影響されにくい遺伝的系統であると考えられるが、表-3.4で個体間差大としたような遺伝的系統は、心材水分が環境に影響されやすい遺伝的系統であると言うことができる。河澄ら(1991b)は、一林分から供試したいくつかの品種で胸高直径と心材含水率に正の相関関係があるとしている。これらの品種が、仮説Dの環境条件によって心材水分が変わりやすい遺伝的系統とすると、胸高直径の大きいすなわち成長のよい個体は葉量も多く、水分通導量も多く、心材に再侵入する水の供給も潤沢だと予想できるのに対し、胸高直径の小さい個体はその逆であるため、胸高直径と心材含水率に正の相関関係が認められたと考えることができる。仮説CとDによれば、水分の多い肥沃な谷筋で心材水分の多いまたは黒心の個体が多く出現するが全部がそうでない事実と、逆に水分の少ない痩せた尾根筋などで心材水分の少ないまたは赤心の個体が多いが全部がそうでない事実の両方を説明することが可能である。林野庁(1996)の報告にあるクモトオシで認められたように、環境条件とはあまり関係なく心材水分が多い遺伝的系統といえども、仮説Cで考えた様に、心材に再侵入する水分の供給がなければ多量の水分を心材に集積することはないと考えられる。本論文第六章で、胸高直径と $1/f$ の相関関係が高いクローンと低いクローンが存在した(図-4.25)。これらは、それぞれ心材水分が環境に影響されにくいクローンと環境によって変わりやすいクローンと考えることが可能である。

以上のとおり、これまでの研究並びに本研究で観察された心材水分分布の個体間差は、1) 仮説Aによる遺伝的系統による遺伝的に規定されたwetwoodの発達の差、2) 仮説Cによる遺伝的系統による差の発現についての環境の影響、3) 仮説Dによる環境に対する遺伝的系統の振るまいの差(遺伝と環境の交互作用と考えることもできる)、4) 仮説Bによる二次的な要因で発生するwetwoodとその発現に関する遺伝的系統間の差、以上四つの因子によって説明することができる。よって、四つの因子によるバラツキが混在する結果として、スギの心材水

分分布は個体間でバラバラである、と結論する。

以上の四つの因子のうち、仮説AとBについては本研究の結果からほぼ正しいと考えられるが、仮説CとDに関しては状況証拠のみに基づいているので検証が必要である。

仮説CとDについては、これまで水の供給で考察してきたが、仮道管内腔へ再侵入する水の移動における駆動力の源とも考えられるカリウムの供給で考察することも可能である。すなわち、環境によってカリウムが欠乏していれば、心材化の際または心材化に先だってカリウムを心材へ輸送することができない。よって、結果的にwetwoodが形成されない、と考えることも可能である。

スギは重要な林業用樹種であり、遺伝資源もよく保存されており、遺伝的系統毎の特性もある程度把握されていて、かつ遺伝子レベルの情報も比較的整っている。スギ材の利用にとっては、wetwoodは欠点であり問題視されているが、逆に考えると、心材化の一過程としての針葉樹のwetwoodの形成を研究するにあたってはよいモデルになりうる。本研究では、wetwoodの形成メカニズムについて明らかにするには至らなかったが、本研究を基礎としてwetwoodの形成メカニズムの解明を行う必要がある。

#### 7.4 おわりに

本研究では、多数の試料を一元的に扱い、かつ詳細な検討により、スギのwetwoodについてその出現の仕方を把握した。その結果、スギのwetwoodの出現の仕方の変動の大きさを確認し、さらにその変動について現象を整理した。

「スギの心材水分分布」について一言であらわすと、「バラバラである」という結論が得られた。スギの心材水分分布がバラバラであるのは、wetwoodの出現の仕方が個体内、個体間、遺伝的系統間で大きく変動していて、その変動パターンも様々であるためである。しかしながら、遺伝的系統内の個体間ではwetwoodの出現の仕方は似ていたと結論できた。

スギの心材水分分布を遺伝的に改良することは可能であると考えられる。その具体的方法としては、簡易な測定法を用いて、極端に心材水分が多い遺伝的系統を育種集団から除去するという方法がもっとも現実的であると結論できた。この方法によればそれほど強度な選抜を行わなくてもスギの心材含水率の上限を120~130%程度にすることが十分可能であると考えられる。

スギのwetwoodの形成について考察すると、一度脱水した仮道管内腔に再び水分が侵入することによってwetwoodが形成されると考えられる。また、仮道管内腔への水分の再侵入は心材化の一過程であると考えられる。さらに、仮道管内腔への水分の再侵入には、辺材から心材に取り込まれると考えられるカリウムが関与していると考えられる。これらの考えに基づくと、wetwoodの発達は遺伝的な形質であることが本研究の結果明らかなので、心材へのカリウムの取り込みや水分の再侵入、すなわち心材化の過程に遺伝的系統間で差があると言えることができる。Wetwoodの発達は、遺伝的に制御されているが同時に環境の影響も受けると考えられる。以上の考察に基づいて、wetwoodの形成とその個体間差を説明するために四つの仮説を提案した。

本研究の結果を踏まえて、二つの課題を提出したい。

第一の課題は、wetwoodの水分の由来およびその移動メカニズムの解明である。スギでは、ほとんど全ての心材は過去に白線帯であったことがあるため、少なくとも早材の大部分では一度は自由水がほとんどない状態を経験している。すなわち、心材中の水分の大部分は、心材化の最終段階に心材の仮道管内腔に再侵入したものであ

る。このように再侵入した心材中の水分は、根から辺材を通過して葉に達するという通常の水分通導とは別の水分通導経路を経ていると考えられ、この水分通導経路の発見は木本植物の水分生理に新たな知見をもたらすものと言えよう。また、心材水分分布が遺伝的な形質であるということは、水分の移動メカニズムについて遺伝子レベルで違いがあるということであり、水分通導および水分分布に関わる何らかの形質を支配している遺伝子を探索することが可能であると考えれば非常に興味深い。この課題については本章で考察したとおり、心材水分の再侵入は心材化の一連の過程の最後に起きる事象であると考えられるので、心材化の研究とともに行われるべきである。さらに、第四章で得られた、樹幹内水分量が夏の終わりから秋に変化するという結果から、この事象をさらに深く検討し、タイミングを見計らってサンプリングを行って研究することによって、wetwood形成メカニズムの解明につながっていくと考えられる。

第二の課題は、環境の及ぼす影響、すなわち、本章で考察した仮説CとDの検証である。本研究では、多数の多様な遺伝的系統を材料として用いたが、おのおのの遺伝的系統内の個体数は少なく、遺伝的系統内の個体は互いに近接して植栽されていて、遺伝的系統内の個体間の生育環境はほぼ同一であった。ところが、実際の造林地は、本研究で主として供試したクローン集植所などに比べ、傾斜が強く、土壌も肥沃とはいいがたく、気象条件は厳しい。また、造林地間の環境条件の差は非常に大きい。これらの悪条件を回避することは日本の林業では不可能である。すなわち、遺伝的系統の評価を適切に行うためには、スギ樹幹内水分分布の環境要因による変動を的確に把握しなくてはならない。黒心についての既報(渡辺 1977, 野々田ら 1982, 大森・池田 1996, 黒田 1997, Kubo & Ataka 1998)と本章での考察によれば、遺伝的系統によっては樹幹内水分分布が環境によって大きく変動すると考えられる。藤澤ら(1995)は、九州の三つの検定林から12クローンの材料を採取し、心材平均含水率のクローン間差を検討した。その結果、クローン間での差が大きいことは明らかである一方、クローン内の林分間差もある程度存在し、同一クローンといえども最大84%の含水率の差が林分によって生じていた。これらの結果を踏まえると、スギのwetwoodの理解のためには、遺伝と環境およびそれらの交互作用を検討しなくてはならないと結論できる。この課題に対しては、第四章で試みた横打撃共振法の適用が期待できる。非破壊でかつ短時間で測定が可能な横打撃共振法を用いれば、短期間に多くの検定林の多数の供試木についてのデータを得ることができる。この場合、主目的は同じクローンの場所による違いをみることであるので、横打撃共振法の欠点である、横打撃共振周波数に関わる樹幹のヤング係数と木材の密度の変動の遺伝的系統間での差を考慮できないことの研究結果への影響は比較的小さくできる。材料としては、広い地域に同じ遺伝的系統(主としてクローン)を植栽して、地域間の差を検討すべく設定された地域差検定林を用いるべきであろう。

以上二つの課題についての将来の研究において、本研究が重要な基礎情報となることを願う。

## 謝 辞

本研究はすべて遺伝的素性が明らかになっている材料を用いて行われた。これらの材料の収集、保存、育成には非常に多数の人々が関わっている。また、本研究を行い、学位論文を取りまとめるにあたっては様々な方々の助力を得た。それら全ての方々に対して深甚なる謝意を表す。特に以下の方々については尊名をあげて謝意を表すものである。

東京農工大学大学院共生科学技術研究部助教授 船田良博士には本論文の取りまとめに当たってご指導頂いた。宇都宮大学農学部教授 吉澤伸夫博士、東京農工大学大学院共生科学技術研究部教授 久保隆文博士、東京農工大

学大学院共生科学技術研究部教授 福田清春博士, 宇都宮大学農学部助教授 飯塚和也博士には本論文の取りまとめにあたって校閲の労を頂いた。森林総合研究所 平川泰彦博士, 林木育種センター 藤澤義武博士は本研究の大部分の共同研究者であり研究全般にわたってご指導頂いた。林木育種センター東北育種場 半田孝俊氏は筆者が関西林木育種場(のちに林木育種センター関西育種場)在籍時の上司であり, この研究を始めるきっかけを与えて頂いた。林木育種センター関西育種場 山田浩雄氏はこの研究の初期の共同研究者であり, その後も様々な本研究また筆者の行った他の研究について影響を与えて頂いた。森林総合研究所 山下香菜氏, 林木育種センター北海道育種場 田村明氏は本研究の共同研究者である。林木育種センター 谷口亨氏, 龍谷大学 宮浦富保博士, 林木育種センター 加藤一隆博士には本研究に助力頂き, さらに雑談を通して研究の進展を図って頂いた。第五章と第六章で用いた横打撃法については島根大学理工学部の釜口明子博士および中井毅尚博士にご教示頂いた。北海道大学農学研究科助手 佐野雄三博士には本研究で行ったさまざまな実験についてご指導頂き, さらに研究全般にわたるご助言を頂いた。北海道大学名誉教授 深澤和三博士にはおりにふれ研究にご助言頂いた。School of Forestry, University of CanterburyのProf Dr John C.F. Walkerは本研究に多大な影響をもたらした。元北海道大学教授 故 大谷諄博士は心の師である。

## 引用文献

- 阿部善作・小田一幸・松村順司: スギ心材の黒変現象(第1報) 材色変化とその原因, 木材学会誌 40(10), 1119-1125 (1994a)
- 阿部善作・小田一幸・松村順司: スギ心材の黒変現象(第2報) 原因物質のひとつとして, 炭酸水素カリウムの同定, 木材学会誌 40(10), 1126-1130 (1994b)
- 赤井重恭: 生立木材質の変色と腐朽(I) - 『ポタン材』の研究を始めるに当って-, 森林防疫 27(1), 4-9 (1978a)
- 赤井重恭: 生立木材質の変色と腐朽(II) - 『ポタン材』の研究を始めるに当って-, 森林防疫 27(2), 21-28 (1978b)
- 安久津久: 道南地方のスギ精英樹クローンの材質検定(第1報), 林産試験場報 13(1), 6-15 (1999)
- 安久津久: 道南地方のスギ精英樹クローンの材質検定(第4報) - 採種園産クローンの材質, 林産試験場報 17(5), 8-15 (2003)
- 安久津久・藤本高明: 道南地方のスギ精英樹クローンの材質検定, 第47回日本木材学会研究発表要旨集, p. 81 (1997)
- 朝日新聞社: 週刊朝日百科 植物の世界, 朝日新聞社, 東京, 大阪, 全14巻+索引(1994-1997)
- Bauch, J., Holl, W. and Endeward, R.: Some aspects of wetwood formation in Fir. *Holzforschung* 29(6), 198-205 (1975)
- Chalk L, Bigg JM: The distribution of moisture in the living stem in sitka spruce and douglas fir. *Forestry* 29, 5-12 (1956)
- Coutts, M.P. and Rishbeth, J.: The formation of wetwood in grand fir. *European Journal of Forest Pathology* 7, 13-22 (1977)
- 藤井智之・中田了五: ナイフマーキング法による針葉樹12樹種の晩材形成開始時期の解析, 第50回日本木材学会大会要旨集, p. 5 (2000)
- Fujii, T., Suzuki, Y. and Kuroda, N.: Bordered pit aspiration in the wood of *Cryptomeria japonica* in relation to air permeability. *IAWA Journal* 18(1), 69-76 (1997)
- Fujikawa, S. and Ishida, S.: Ultrastructure of ray parenchyma cell wall of softwood. *Mokuzai Gakkaishi* 21(8), 445-456

(1975)

藤岡光長・高橋憲三: すぎ心材色黒変ニ関スル研究, 林業試験報告 16, 1-78(1918)

Fujioka M, Takahashi K: On the cause of the darkening of the heartwood of *Cryptomeria japonica* Don. Journal of Forestry 19(8), 844-866 (1921)

藤澤義武: 高度木材利用に適合する品質管理型木材生産への林木育種的対応に関する研究, 林木育種センター研究報告 15, 31-107 (1998)

藤澤義武: 材質育種事業化プロジェクト, "林木育種のプロジェクター品種改良半世紀の道のりと優良品種あすへの活用", 林木育種協会編, 林木育種協会, 東京, 49-52 (2004)

藤澤義武・太田貞明: スギの材質と遺伝-造林木の生材含水率の遺伝様式-, 第41回日本木材学会大会研究発表要旨集, p. 491 (1991)

藤澤義武・圓谷浩之・田島正啓: スギにおける心材形成の個体変異とクローン間差-心材の水分分布の変異-, 100回日本林学会論文集, 307-308 (1989)

藤澤義武・太田貞明・西村慶二・戸田忠雄・田島正啓: スギ心材のクローンと林分による変異, 木材学会誌 41(3), 249-255 (1995)

藤原新二・岩神正朗: スギおよびヒノキ材の生材含水率と心材色の関係について, 高知大学農学部演習林報告16, 19-23 (1989)

深沢和三: スギ樹幹内の材質変動に関する研究-産地を異にする林木樹幹の未成熟材などの区分とその材質特徴-, 岐阜大学農学部研究報告25, 47-128 (1967)

深沢和三: 水食い材形成のメカニズムとその対策, 昭和63年度北海道大学農学部特定研究"森林資源の効果的育成と有効利用に関する総合的研究", 北海道大学農学部, 55-64 (1989)

伏谷賢美・木方洋二・岡野 健・佐道 健・竹村富男・則元 京・有馬孝禮・堤 壽一・平井信之: 木材の物理, 文永堂, 東京, 286pp. (1985)

原田 浩・宮崎幸男・若島妙子: 木材の細胞膜構造の電子顕微鏡的研究, 林業試験場研究報告 104, 1-115 (1958)

Hartley, C., Davidson, R.W. and Crandall, B.S.: Wetwood, bacteria, and increased pH in trees. USDA Forest Service, Forest Product Laboratory Report No 2215, 34pp. (1961)

Hillis, W.E.: Heartwood and tree exudates. Springer-Verlag, Berlin, 268pp. (1987)

平井左門: 落葉松樹幹内の含水率, 容積密度数, 体積収縮率及び水分・空隙・木材実質容積率分布に就いて, 北海道大学農学部演習林研究報告15(1), 97-150 (1951)

平井信二: 日本産主要樹種の材構成割合について, 東京大学農学部演習林報告 56, 399-413 (1962)

平川泰彦: スギ黒心の発生と黒心材利用上の問題-心材色と心材水分について-, 山林 1340, 37-43 (1996a)

平川泰彦: 林木の材質検定(2)-含水率, 材色-, 林木の育種 178, 35-37 (1996b)

平川泰彦 編: 品質管理型林業のためのスギ黒心対策技術の開発, 研究成果316, 農林水産技術会議事務局, 93pp. (1997a)

平川泰彦: 黒心材の発生の品種間差の解明, "品質管理型林業のためのスギ黒心対策技術の開発", 平川泰彦 編, 研究成果316, 農林水産技術会議事務局, 67-73 (1997b)

平川泰彦: スギ材質の特徴, 林業技術 718, 3-9 (2002)

平川泰彦・藤澤義武: スギの晩材仮道管S2層のマイクロフィブリル傾角の樹高方向における変動, 木材学会誌 42(2), 107-

114 (1996)

- 平川泰彦・藤原 健・太田貞明: 精英樹スギクローンによる材質評価(2)ー心材水分と心材色ー, 第42回日本木材学会大会研究発表要旨集, p. 67 (1992)
- 平川泰彦・長尾博文・山下香菜・田中俊成: 傾斜地に植栽されたスギ挿し木品種における材質の変動, 木材学会誌 48(2), 63-72 (2002)
- 平川泰彦・藤澤義武・中田了五・山下香菜: 関東育種基本区から選抜されたスギ精英樹クローンの材質, 森林総合研究所研究報告2(1), 31-41 (2003a)
- 平川泰彦・藤澤義武・中田了五・山下香菜: 関東育種基本区から選抜されたスギ精英樹クローンの材質に関する解析資料, 森林総合研究所研究報告 2(1), 65-74 (2003b)
- 平川泰彦・中田了五・藤澤義武: スギ造林木の心材含水率の変動, 木材工業 59, 159-165 (2004)
- 久田卓興: スギ並材を活かす3 低コスト乾燥が最大の課題, 森林総合研究所所報 61, p. 3 (1993)
- IAWA (Committee on Nomenclature, International Association of Wood Anatomists): Multilingual Glossary of Terms Used in Wood Anatomy. Verlagsanstalt Buchdruckerei Konkordia Winterthur, 186pp. (1964)
- 飯島泰男: 3つの切り口ー日本木材学会 研究会シンポジウムからー, 木材工業 46(2), 56-60 (1991a)
- 飯島泰男: 「どうすれば使えるか」のためにー材質・強度・そのほか・からのアプローチー, 日本木材学会 木材と水研究会 組織と材質研究会 共催 1991年度秋期シンポジウム 資料集 ”スギにかける!ー徹底討論・こうすれば使えるー”, 木材と水研究会, 組織と材質研究会, 日本木材学会, 34-41 (1991b)
- 飯塚和也・織部雄一郎・生方正俊: トドマツ精英樹クローンの生材含水率の変異, 木材学会誌 46(5), 397-405 (2000)
- 池田潔彦・木野直樹: 応力波伝播速度による立木材質の評価と適用(第1報) スギ立木含水率の季節変動と応力波伝播速度による評価, 木材学会誌 46(3), 181-188 (2000)
- 池田潔彦・大森昭壽: 伐倒月別のスギ幹材含水率, 静岡県林業技術センター研究報告19, 43-48 (1991)
- 今川一志: 樹木の凍裂, わかりやすい林業研究解説シリーズ106, 林業科学技術振興所, 東京, 88pp. (1997)
- 今川一志・及川伸夫・糸屋吉彦: ヤチダモの凍裂, 日本林学会東北支部会誌 41, 73-75 (1989)
- 今川一志・及川伸夫・糸屋吉彦・太田敬之・下田直義: 東北地方におけるスギ凍裂の発生実態, 森林総合研究所研究報告371, 1-42 (1996)
- 石田茂雄: トドマツ樹幹の凍裂の形態について, 北海道大学農学部演習林研究報告17(2), 473-512 (1955)
- 石田茂雄: トドマツの凍裂の発生機構, とくにその水喰材との関係について, 北海道大学農学部演習林研究報告22(2), 273-373 (1963)
- 石田茂雄: トドマツの凍裂, 石田茂雄先生退官記念事業会, 札幌, 110pp. (1986)
- 石田茂雄・大谷 諄・黒沢厚基・今川一志: 超軟X線による木材内部構造に関する一研究, 北海道大学農学部演習林研究報告25(1), 35-60 (1967)
- 石井哲男・深沢和三: トドマツ水食い材の水分移動に関する研究ー樹液成分と壁孔閉鎖ー, 北海道大学農学部演習林研究報告44(4), 1277-1305 (1987)
- 石井哲男・深沢和三・氏家雅男: 無機成分からみたトドマツ水食い材の発生機構, 日本木材学会北海道支部講演集 16, 73-76 (1984)
- 石井哲男・深沢和三・大谷 諄: トドマツ水食材の有縁壁孔, 日本木材学会北海道支部講演集 17, 37-40 (1985)

- 石谷敏廣: 関東育種基本区におけるスギ精英樹, "林木育種のプロジェクター品種改良半世紀の道のりと優良品種あすへの活用", 林木育種協会編, 林木育種協会, 東京, 93-97 (2004)
- 伊藤進一郎: 黒心材の発生に関与する菌類, 森林総合研究所所報 94, 4-5 (1996)
- 伊藤進一郎・黒田慶子: 関西地域におけるスギ黒心被害, 平成4年度森林総合研究所関西支所年報 34, p. 43 (1993)
- Jeremic, D., Cooper, P. and Srinivasan, U.: Comparative analysis of balsam fir wetwood, heartwood, and sapwood properties. *Canadian Journal of Forest Research* 34, 1241-1250 (2004)
- 蕪木自輔: 木材材質の森林生物学的研究 第1報 野幌産トドマツ材の生材含水率・容積密度数及び収縮変形に関する春秋部別観察, 林業試験場研究報告46, 37-70 (1950)
- 蕪木自輔: 木材材質の森林生物学的研究 (第4報) トドマツあて材の生材含水率, 容積密度数及び収縮変形に関する観察, 林業試験場研究報告52, 53-78 (1952)
- 蕪木自輔: 木材材質の森林生物学的研究 (第12報) 北海道野幌地方における造林木の生材含水量について, 林業試験場研究報告90, 78-108 (1956)
- 蕪木自輔: トドマツ樹幹の生材含水量, とくにその水喰い材との関係について, 東京農工大学農学部演習林報告10, 96-107 (1973)
- 亀井淳介・津島俊治: スギ立木の水分分布について, 日本林学会九州支部研究論文集41, 221-222 (1988)
- 加納 孟: 林木の材質, 日本林業技術協会, 東京, 168pp. (1973)
- 関西林木育種場: スギの心材色に関する調査, 林木の育種 105, 17-20 (1977)
- 片寄 皐: トドマツ精英樹クローンの特性-容積密度数および含水率-, 日本林学会北海道支部講演集33, 95-97 (1985)
- 釜口明子・中尾哲也・小玉泰義: 横打撃共振法によるスギ立木の心材含水率非破壊的推定, 木材学会誌 46(1), 13-19 (2000)
- 釜口明子・中尾哲也・中井毅尚・田村 明: 横打撃共振法によるスギ立木の心材含水率の測定-含水率計との比較および各品種の高さ方向の分布-, 木材学会誌 47(3), 235-241 (2001)
- 川村忠士: スギにおける心材含水率のクローン間変異, 東北林木育種場年報 19, 41-42 (1988)
- 川村忠士: スギ精英樹クローンの材質調査, 東北林木育種場年報 20, 38-42 (1989)
- 川村忠士・三上進: スギにおける心材含水率のクローン間変異, 日本林学会東北支部会誌39, 72-73 (1987)
- 河澄恭輔・小田一幸・堤壽一: スギ心材の性質-生材含水率, 温水抽出物および明度を中心に-, 九州大学農学部演習林報告 64, 29-39 (1991a)
- 河澄恭輔・小田一幸・堤壽一: 同一林分で生育したスギ11品種の生材含水率, 第41回日本木材学会大会研究発表要旨集, p. 501 (1991b)
- 気象庁: 電子閲覧室, <<http://www.data.kishou.go.jp/>> Accessed August 23, 2004 (2004)
- 北村義重: 水喰ひ材の性質に就いて, 北海道林業試験場時報 27, 1-19 (1941)
- 小林彌一: 本邦における針葉樹材のカード式識別法, 林業試験場研究報告98, 1-84 (1957)
- 今 誠・深沢和三: 超軟X線による生材水分分布の調査, 日本木材学会北海道支部講演集 17, 41-44 (1985)
- Kozłowski, T.T. and Winget, C.H.: Patterns of water movement in forest trees. *Botanical Gazette* 124, 301-311 (1963)
- Kubo, T. and Ataka, S.: Blackening of sugi (*Cryptomeria japonica* D. Don) heartwood in relation to metal content and moisture content. *Journal of Wood Science* 44, 137-141 (1998)
- 久保隆文・荻田信二郎・大島正博: スギ7品種の心材における有縁壁孔対の閉鎖性と含水率との関連性, 第47回日本木

材学会大会研究発表要旨集, p. 43 (1997)

Kubo, T., Ogita, S., Ohshima, M., Fushitani, M. and Sato, K.: Moisture content and rate of intertracheal bordered pit in heartwood of seven sugi clones. *Forest Resources and Environment* 39, 31-36 (2001)

Kuroda, H. and Shimaji, K.: Distribution of coloring substances in sugi heartwood. *Holzforschung* 37, 225-230 (1983)

黒田慶子: 発生を回避するため施業技術の開発, “品質管理型林業のためのスギ黒心対策技術の開発”, 平川泰彦 編, 研究成果316, 農林水産技術会議事務局, 54-58(1997)

李 起泳・深沢和三・氏家雅男: ヤマナラシ, ウラジロハコヤナギ, ドロノキの水食い材, 日本木材学会北海道支部講演集 17, 45-48 (1985)

松村順司・小田一幸・森川 岳・堤 壽一: スギ心材の明度および生材含水率の樹幹内推移について, 日本林学会九州支部研究論文集47, 243-244 (1994)

Matsumura, J., Yamasaki, Y., Oda, K. and Fujisawa, Y.: Profile of bordered pit aspiration in *Cryptomeria japonica* using confocal laser scanning microscopy: pit aspiration and heartwood color. *Journal of Wood Science* 51(4), 328-333 (2005)

松永浩史・塩足梨花・内海泰弘・松村順司・小田一幸: スギ黒心材におけるカリウムの局在性, 第53回日本木材学会大会研究発表要旨集2003 (福岡) (2003)

三上 進: からまつ材質育種事業 - 事業計画と事業実施5か年間の成果 -, 林木育種場研究報告 4, 1-28 (1986)

見尾貞治: スギ造林木の容積密度数と生材含水率について, 日本林学会九州支部研究論文集41, 223-224 (1988)

三輪雄四郎: スギの品種別材質試験(I)生材含水率について, 第33回日本木材学会大会研究発表要旨集, p. 31 (1983)

三輪雄四郎: スギの生材含水率分布について, 第35回日本木材学会大会研究発表要旨集, p. 31 (1985)

三輪雄四郎: 生材含水率, 日本木材学会研究分科会報告書「木材の科学と利用技術II」5. スギ 日本木材学会, 10-13 (1991)

三輪雄四郎: スギの材質 - 品種別特性 -, 第16回木材接着研究会講演要旨集, 11-18 (1995)

宮島 寛: 九州のスギとヒノキ, 九州大学出版会, 福岡, 275pp. (1989)

三好東一: ヒノキに関する材質の生態的調査 (第二報), 帝室林野局林業試験場林業試験報告2(3), 1-143 (1934)

森川 岳・小田一幸・松村順司・堤 壽一: スギ樹幹における黒心材形成と灰分 (第2報) スギ3品種心材の性質, 九州大学農学部演習林報告 74, 41-49 (1996)

Murdoch, C.W.: Detection system to identify wetwood in standing living trees and in cut logs and boards. <<http://www.nal.usda.gov/ttic/industry/hrdwood1.htm>> Accessed September 14, 2001 (1992)

永井 智・内海泰弘・中井毅尚・安部 久・谷口義昭・藤川清三: スギ材の気体・水分透過性と樹幹内水分存否との関連性, 第54回日本木材学会大会研究発表要旨集, p. 63 (2004)

Nakada R: Two-dimensional observations of moisture distribution in the stem of *Cryptomeria japonica* D. Don with soft X-ray photography. "Recent Advance in Wood Anatomy", Donaldson LA *et al.* ed., NZ Forest Research Institute, Rotorua: 215-217 (1996)

中田了五: スギ樹幹内水分の季節変動 - 横打撃法による調査 -, 第52回日本木材学会大会研究発表要旨集, p. 51 (2002)

中田了五: 針葉樹11種の心材水分分布, 第54回日本木材学会大会研究発表要旨集, p. 15 (2004)

Nakada, R.: Within-stem water distribution in living trees of some conifers. *IAWA Journal* 27(3), 313-327(2006)

中田了五・田村 明: 横打撃法で得たスギ心材含水率に関する結果の解釈について, 第55回日本木材学会京都大会日本

- 木材学会50周年記念大会発表要旨集, p. 56 (2005)
- 中田了五・田村 明: スギ心材含水率の遺伝的改良への横打撃共振法の適用, 木材学会誌52(3), 137-144 (2006)
- 中田了五・山田浩雄: スギ胸高部の生材含水率の放射方向分布の調査, 林木育種センター関西育種場年報30, 56-64 (1994)
- 中田了五・藤澤義武・平川泰彦・山下香菜: スギの生材含水率の個体内樹高方向での変化, 木材学会誌 44(6), 395-402 (1998)
- Nakada, R., Fujisawa, Y. and Hirakawa, Y.: Soft X-ray observation of water distribution in the stem of *Cryptomeria japonica* D. Don I: general description of water distribution. Journal of Wood Science 45, 188-193 (1999a)
- Nakada, R., Fujisawa, Y. and Hirakawa, Y.: Soft X-ray observation of water distribution in the stem of *Cryptomeria japonica* D. Don II: types found in wet-area distribution patterns in transverse sections of the stem. Journal of Wood Science 45, 194-199 (1999b)
- Nakada, R., Fujisawa, Y., Yamashita, K. and Hirakawa, Y.: Changes in water distribution in heartwood along stem axes in *Cryptomeria japonica*. Journal of Wood Science 49, 107-115 (2003)
- 中村和子・松崎智徳・長坂壽俊: トドマツの産地による心材含水率のちがひ, 森林総研北海道支所研究レポート 36, 3-4 (1996a)
- 中村和子・松崎智徳・今川一志・真田 勝: 北海道におけるトドマツの水食い材, 森林総研北海道支所研究レポート 36, 5-6 (1996b)
- 中尾哲也・釜口明子: スギ生立木の簡便な材質評価法 (心材含水率), 林業技術 718, 20-23 (2002)
- 日本木材学会: 材質に関する組織用語集, 木材学会誌 18(3), 147-152 (1972)
- 日本木材学会: 国際木材解剖用語集, 木材学会誌 21(9), A1-A21 (1975)
- 西澤絵奈・玉泉幸一郎・保坂武宣: 斜面に生育するスギの心材色に及ぼす材中および土壌中のカリウム量の影響, 日本林学会誌 85(3), 234-236 (2003)
- Nobuchi, T. and Harada, H. (1983) Physiological features of the "white zone" of sugi (*Cryptomeria japonica* D. Don) - cytological structure and moisture content. Mokuzai Gakkaishi 29(12), 824-832
- Nobuchi, T., Kuroda, K., Iwata, R. and Harada, H.: Cytological study of the seasonal features of heartwood formation of sugi (*Cryptomeria japonica* D. Don). Mokuzai Gakkaishi 28(11) 669-676 (1982)
- Nobuchi, T., Matsuno, H. and Harada, H.: Radial distribution of heartwood phenols and the related cytological structure in the fresh wood of sugi (*Cryptomeria japonica* D. Don). Mokuzai Gakkaishi 31(9), 711-718 (1985)
- Nobuchi, T., Takai, K. and Harada, H.: Distribution of heartwood phenols in the trunk of sugi (*Cryptomeria japonica* D. Don) and partial characterization of heartwood formation. Mokuzai Gakkaishi 33(2), 88-96 (1987)
- 野々田三郎・木村 等・後藤康次: スギ心材色と立地条件, 岐阜県林業センター研究報告 10, 115-130 (1982)
- 農林水産研究センター: 農林水産研究データベース (共通基礎 (数値) データベース) アメダス, 農林水産研究計算センター登録者が利用できるインターネットアクセスによる, Accessed several times in 2002 (2002)
- 農林水産省統計情報部 編: 2000年世界農林業センサス 第13巻 林業地域調査報告書, 農林統計協会, 東京, 385pp. (2002)
- 農林水産省林野庁森林総合研究所・農林水産技術会議事務局: スギ黒心 その発生と対策, 農林水産省林野庁森林総合研究所, 農林水産技術会議事務局, 6pp. (1995)

- 小田一幸: スギの品種と材質, 木材工業 55(2), 50-54 (2000)
- 小田一幸・渡部演一・堤 壽一: 構造部材を意識したスギ12品種の木材性質, 九州大学農学部演習林報告62, 115-126 (1990)
- Ohtani, J. and Fujikawa, S.: Cryo-SEM observations on vessel lumina of a living tree: *Ulmus davidiana* var. *japonica*. IAWA Bulletin ns 11(2), 183-194 (1990)
- 岡田直紀: トレーサーを用いたスギ心材への物質移動の解明, APAST 38, 6-10 (2001)
- 岡田直紀・平川泰彦・藤原 健: スギ心材への物質移動(1) - アクチバブルトレーサーの利用 -, 日本木材学会40周年記念大会要旨集, p. 76 (1995)
- 岡田直紀・平川泰彦・藤原 健: スギ心材への物質移動(2) - アクチバブルトレーサーを用いた季節性の検討 -, 第46回日本木材学会大会研究発表要旨集, p. 63 (1996)
- 岡田直紀・平川泰彦・藤原 健・山下香菜: スギの心材はミネラルを必要とするか?, 第47回日本木材学会大会研究発表要旨集, p. 69 (1997)
- 岡田直紀・赤間亮夫・平川泰彦・藤原 健・山下香菜: スギ心材中の水分移動 - 水素同位体による推定 -, 第53回日本木材学会大会研究発表要旨集2003 (福岡) (2003)
- 奥山 剛: 人工林木材の問題についてあれこれを考えてみる, Woodmic 20(5), 12-21 (2002a)
- 奥山 剛: 利用可能な木材資源, "木材の科学と利用技術VII-2 木材の変動対策および利用", 日本木材学会 編, 日本木材学会, II-1-13 (2002b)
- 大庭喜八郎・西村慶二・戸田忠雄・松永健一郎・大久保哲哉: スギの心材色の育種について, 林木の育種 105, 25-30 (1977)
- 大林宏也・塩倉高義: スギトビクサレ材の組織, 木材学会誌 42(3), 308-312 (1996)
- 大森昭壽・池田潔彦: スギ黒心材の出現状況とその心材色について, 静岡県林業技術センター研究報告24, 47-52 (1996)
- 大迫靖雄・堤 利夫・野淵 正・森田 学: 木材の質的生産技術に関する研究(I) ボタン材について, 京都大学農学部演習林報告 44, 159-175 (1972)
- 大迫靖雄・堤 利夫・野淵 正・森田 学: 木材の質的生産技術に関する研究(II) 枝打ちとボタン材, 京都大学農学部演習林報告46, 103-114 (1974)
- Panshin, A.J. and de Zeeuw, C.: Textbook of wood technology, 4th ed. McGraw-Hill, New York, 722pp. (1980)
- Partridge, J.E.: Bacterial wetwood. <<http://plantpath.unl.edu/peartree/homer/disease.skp/Hort/Trees/BacWetWood.html>> Accessed September 14, 2001 (1998)
- Passialis, C. and Tsoumis, G.: Characteristics of discoloured and wetwood in fir. IAWA Bulletin n.s. 5(2), 111-120 (1984)
- 林木育種推進北海道地区協議会・林木育種推進東北地区協議会・林木育種推進関東地区協議会・林木育種推進関西地区協議会・林木育種推進九州地区協議会・独立行政法人林木育種センター: 林木育種の実施状況および統計 (平成14年度), 林木育種センター, 81pp. (2004)
- 林木育種推進東北地区協議会・東北森林管理局・東北森林管理局青森分局・関東森林管理局・青森県・岩手県・宮城県・秋田県・山形県・新潟県・林木育種センター東北育種場: 東北育種基本区スギ精英樹特性表, 林木育種推進東北地区協議会, 林木育種センター東北育種場, 166pp. (2003)
- 林野庁: 精英樹選抜育種事業実施要領, 林野庁長官通達 (昭和55年5月31日付け55林野造第82号) (1980)

- 林野庁: スギ品種の材質特性の評価, “平成5年度~平成6年度林業試験研究報告書”, 報告書36, 林野庁, 59-116 (1996)
- 真田 勝・高橋邦秀・片寄 隼: トドマツ水食い材発生環境の解明(I) - 採種園におけるトドマツの心材含水率と土壌 -, 98回日本林学会論文集, 187-188 (1987)
- 真田 勝・高橋邦秀・片寄 隼: トドマツ水食い材発生環境の解明(II) - 採種園土壌とトドマツ水食い材の分布 -, 日本林学会北海道支部論文集36, 149-151 (1988)
- 佐野雄三: 樹木の凍裂発生要因の研究, 北海道大学農学部邦文紀要 19(8), 565-648 (1996)
- Sano, Y. and Fukazawa, K.: Observation of moisture distribution in *Fraxinus mandshurica* var. *japonica* Maxim. and *Kalopanax pictus* Nakai with soft x-ray photography. Research Bulletins of the College Experiment Forests, Faculty of Agriculture, Hokkaido University 47(2), 367-388 (1990)
- 佐野雄三・藤川清三: Cryo-SEMによる樹木細胞の水の観察法について, 日本木材学会北海道支部講演集 27, 47-50 (1995)
- Sano, Y. and Nakada, R.: Time Course of the secondary deposition of incrusting materials on bordered pit membranes in *Cryptomeria japonica*. IAWA Journal 19(3), 285-299 (1998)
- 佐野雄三・今川一志・大谷 諄・深沢和三: トドマツ造林木における凍裂発達の観察, 北海道大学農学部演習林研究報告 46(2), 315-341 (1989)
- 佐野雄三・藤川清三・深沢和三: 樹木の凍裂発生機構の研究, 凍結および乾燥研究会会誌 39, 13-21 (1993)
- Sano, Y., Fujikawa, S. and Fukazawa, K.: Detection and features of wetwood in *Quercus mongolica* var. *grosseserrata*. Trees 9, 261-268 (1995)
- Schink, B. and Ward, J.C.: Microaerobic and anaerobic bacterial activities involved in formation of wetwood and discoloured wood. IAWA Bulletin n.s. 5(2), 105-109 (1984)
- Schroeder, H.A. and Kozlik, C.: The Characterization of wetwood in western hemlock. Wood Science and Technology 6, 85-94 (1972)
- シーゴ A.L.: 樹木はどうやって腐敗から身を守るか (太田次郎訳), サイエンス (Scientific American 日本版) 15(6), 62-71 (1985)
- Shigo AL: A New Tree Biology. Shigo and Trees, Associates, Durham, 595p (1986)
- Shigo, A.L. and Hillis, W.E.: Heartwood, discolored wood, and microorganisms in living trees. Annual Review of Phytopathology 11, 179-222 (1973)
- Shigo, A.L., Shortle, W.C. and Garrett, P.W.: Genetic control suggested in compartmentalization of discolored wood associated with tree wounds. Forest Science 23(2), 179-182 (1977)
- 島地 謙・佐伯 浩・原田 浩・塩倉高義・石田茂雄・重松頼生・須藤彰司: 木材の構造, 文永堂出版, 東京, 276pp. (1985)
- 森林総合研究所 監修: 木材工業ハンドブック 改訂4版, 丸善, 東京, 1221pp. (2004)
- Stewart, C.M.: Moisture content of living trees. Nature 214, 138-140 (1967)
- 菅原 泉・中田銀佐久: スギの伐根にみられる心材の変色について - 地形と土壌との関係 -, 107回日本林学会論文集, 211-212 (1996)
- 高田克彦・白石 進: RAPDマーカーを用いた九州地方のスギさし木品種の分類, 九州大学農学部演習林報告75, 1-14 (1996)
- 滝沢幸雄・斉藤 諱・井戸規雄: スギノアカネトラカミキリ, “スギ・ヒノキの穿孔性害虫 その生態と防除序説”,

- 小林富士雄編, 創文, 東京, 59-100 (1982)
- 東北育種場 編: 東北育種基本区スギ精英樹推奨品種特性表, 林野庁林木育種センター, 65pp. (1998)
- 上原敬二: 樹木大図説, 有明書房, 東京, 全4巻(1961)
- 氏家雅男: 無機成分からみたトドマツ水食材発生の一考察, 北海道大学農学部演習林試験年報 2, 48-49 (1984)
- Utsumi, Y., Sano, Y., Ohtani, J. and Fujikawa, S.: Seasonal changes in the distribution of water in the outer growth rings of *Fraxinus mandshurica* var *japonica*: a study by cryo-scanning electron microscopy, IAWA Journal 17, 113-125 (1996)
- Utsumi, Y., Sano, Y., Fujikawa, S., Funada, R. and Ohtani, J.: Visualization of cavitated vessels in winter and refilled vessels in spring in diffuse-porous trees by cryo-scanning electron microscopy. Plant Physiology 117, 1463-1471 (1998)
- Utsumi, Y., Sano, Y., Funada, R., Fujikawa, S. and Ohtani, J.: The progression of cavitation in earlywood vessels of *Fraxinus mandshurica* var *japonica* during freezing and thawing. Plant Physiology 121, 897-904 (1999)
- 内海泰広・佐野雄三・船田 良・藤川清三: 樹木細胞における水分分布の季節変化, 低温生物工学会誌 48(1), 49-56 (2002)
- Utsumi, Y., Sano, Y., Funada, R., Ohtani, J. and Fujikawa, S.: Seasonal and perennial changes in the distribution of water in the sapwood of conifers in a sub-frigid zone. Plant Physiology 131, 1826-1833 (2003)
- Vité, J.P. and Rudinsky, J.A.: The water-conducting systems in conifers and their importance to the distribution of trunk injected chemicals. Contributions from Boyce Thompson Institute 20(1), 27-38 (1959)
- Ward, J.C. and Pong, W.Y.: Wetwood in trees: a timber resource problem. USDA Forest Service General Technical Report PNW 112, USDA Forest Service Pacific Northwest Forest and Range Experimental Station, 56pp. (1980)
- Ward, J.C. and Zeikus, J.C.: Bacteriological, chemical and physical properties of wetwood in living trees. Mitteilungen der Bundesforschungsanstalt für Forst- und Holzwirtschaft 131, 133-165 (1980)
- 渡辺治人: 木材理学総論, 林業新聞社, 大阪, 640pp. (1978)
- 渡辺 操: スギの心材色の調査について, 林木の育種 105, 21-24 (1977)
- Worrall, J.J. and Parmeter, J.R.: Formation and properties of wetwood in white fir. Phytopathology 72(9), 1209-1212 (1982)
- Xu, Z., Leininger, T.D., Lee, A.W.C. and Tainer, F.H.: Chemical properties associated with bacterial wetwood in red oak. Wood and Fiber Science 33(1), 76-83 (2001)
- 山下香菜・平川泰彦・藤澤義武・中田了五: スギ18品種の丸太ヤング率の品種間差に及ぼすマイクロフィブリル傾角と密度の影響, 木材学会誌 46(6), 510-522 (2000)
- 八杉龍一・小関治男・古谷雅樹・日高敏隆 編: 岩波生物学辞典第4版CD-ROM版, 岩波書店, 東京 (1998)
- 矢沢亀吉: スギの樹幹及び枝条に於ける辺・心材別の生材比重, 絶乾比重, 生材含水率並に体積収縮率等に就て, 岐阜農林専門学校学術報告 68, 145-158 (1950)
- 矢沢亀吉: 広葉樹とくにブナ立木の季節別ならびに辺・心材別の生材含水率, 木材学会誌 6(4), 170-175 (1960)
- 矢沢亀吉: 辺心材の理学性の差異について, 北海道林業指導所月報 110, 19-27 (1961)
- 矢沢亀吉: 比重, 年輪および含水率などの不均一性, 材料 12, 678-683 (1963)
- 矢沢亀吉: 樹幹内での含水率の分布, 北方林業 187, 309-314 (1964)

- 矢沢亀吉・深沢和三: 中部地方における人工植栽スギ材の生長状況と理学的性質との関係 (第1報) 生材含水率の分布状態, 木材学会誌 2(5), 204-209 (1956)
- Yazawa, K. and Ishida, S.: On the wet-heartwood of some broad-leaved trees grown in Japan. II Seasonal moisture content of yachi-damo and haru-nire by months. Journal of Faculty of Agriculture, Hokkaido University 54(2), 123-136 (1965a)
- Yazawa, K. and Ishida, S.: On the existence of the intermediate wood in some broad-leaved trees grown in Hokkaido, Japan. Journal of Faculty of Agriculture, Hokkaido University 54(2), 137-150 (1965b)
- Yazawa, K., Ishida, S. and Miyajima, H.: On the wet-heartwood of some broad-leaved trees grown in Japan I. Journal of Japan Wood Research Society (Mokuzai Gakkaishi) 11(3), 71-76 (1965)
- 矢沢亀吉・石田茂雄・大谷 諄: 心材の人工形成に関する研究, 北海道大学農学部演習林研究報告 25(1), 9-34 (1967)