
論文 (Original Article)

カラマツの細胞壁率に及ぼす仮道管横断面寸法の影響

藤原 健¹⁾

Effect of cross-sectional dimensions of tracheids on percentages of cell wall in Japanese larch

FUJIWARA Takeshi¹⁾

Abstract

In order to estimate relationships between cross-sectional dimensions of tracheids and percentages of cell wall, 51 Japanese larch (*Larix kaempferi*) trees from 5 provenances were collected in a provenance trial stand consisting of 3 replications. Cross-sections of 15 μ m thick were prepared for image analysis to measure cross-sectional dimensions of tracheids. Measured parameters were cross-sectional area, radial and tangential diameter, cross-sectional cell wall area and percentage of cell wall. These parameters were adopted to analyze variance for determining the differences in the mean values between provenances. Significant differences of the mean values were found between the provenances in tangential diameter and cross-sectional cell wall area, while the percentage of cell wall that affects wood density showed no significant difference. Effects of the tracheid dimension on the percentage of cell wall showed different tendencies in earlywood and latewood. Whereas tracheid dimensions such as area and diameter contributed to percentage of cell wall in earlywood, the amount of cell wall in each tracheid affected the percentage in latewood. Because the relations between cross-sectional area and cell wall area were almost the same among provenances, the dimensions had no significant effect on the percentage of cell wall, while significant differences were found in the cross-sectional dimensions of tracheids.

Key words : Larix, tracheid dimension, provenance, percentage of cell wall

要 旨

仮道管横断面寸法相互の関係及びそれらの細胞壁率との関係を推定することを目的に、カラマツ産地試験林から5産地51個体を試料として最外層の5年輪部分について仮道管横断面寸法などの細胞構造指標を測定した。早材晩材ともに、仮道管接線径、細胞壁断面積の産地ごとの平均値に差がみとめられた。その一方で、容積密度の指標となる細胞壁率については産地間で差がみられなかった。細胞壁率に対する仮道管寸法の寄与は、早材部では仮道管断面積、仮道管直径の寄与が大きく、晩材部では1細胞あたりの細胞壁量の寄与が大きかった。仮道管横断面寸法には産地間差がみとめられたのに対して、細胞壁率には差がみられなかった理由として、仮道管断面積と細胞壁断面積との比率がほぼ一定であることがあげられる。

キーワード : カラマツ、仮道管横断面寸法、産地、細胞壁率

原稿受付：平成15年4月4日 Received Apr. 4, 2003 原稿受理：平成15年5月16日 Accepted May. 16, 2003

1) 森林総合研究所木材特性研究領域 〒305-8687 つくば市松の里1

Department of Wood Properties, Forestry and Forest Products Research Institute (FFPRI), 1 Matsunosato, Tsukuba, Ibaraki 305-8687, Japan; e-mail : fujiwara@ffpri.affrc.go.jp

はじめに

密度は木材の力学的性質、物理的性質などと密接に関係するため最も重要な木材特性値の一つである。容積密度は針葉樹材の主要構成要素である仮道管の寸法や細胞壁厚などによって決定されるため、カラマツについても容積密度との関連で仮道管寸法について解析した研究は多い(塩倉, 1981; 重松ら, 1991)。また、成長経過や施業などが及ぼす仮道管の長さや直径の年輪内あるいは半径方向の変動への影響についてもおよその傾向が把握されている(重松ら, 1985; 松村ら, 1991; 古賀, 1993; Kogaら, 1996)。一方で、材質育種の観点から、遺伝的背景が明らかな試料を用いて様々な樹種においてクローン間あるいは産地間で様々な形質を比較する材質育種に関する研究が行われてきている(須川, 1989; 安久津ら, 1990; Fujisawaら, 1992)。カラマツについても容積密度やヤング係数について産地試験林やクローンなど遺伝的背景が明らかな試料を用いて多くの研究が行われてきた(野堀ら, 1988a; 野堀ら, 1988b; 小泉ら, 1990; 高田ら, 1992)。野堀ら(1988a)は、カラマツのクローンを用いて容積密度を軟X線デンストメトリーにより測定し、晩材幅と平均容積密度はクローン間の独立性が高く、最低容積密度、最高容積密度及び早材・晩材容積密度はクローン間の独立性が低いと報告している。小泉ら(1990)は、立木曲げヤング係数及び容積密度を測定し、これらに有意なクローン間差があったとしている。いずれの研究も平均容積密度にみとめられるクローン間差は主として晩材率のクローン間差に起因すると考えている。特に、野堀ら(1988a)の早材部及び晩材部それぞれの平均容積密度はクローン間の独立性が低いとする結果は、細胞構造の観点からすると興味深い。すなわち、遺伝的背景が異なり、平均容積密度が異なっているにもかかわらず、早材部、晩材部を構成する仮道管の構造には差がないとの仮定も成り立つ。様々な因子が関与する木材の諸特性を考える場合に、細胞壁の構造、細胞の形及び寸法、細胞の配列というミクロからマクロまでの各段階について検討をする必要がある。密度については細胞の寸法、とくに横断面寸法が密接に関わっているため、これらに遺伝的な背景の違いに起因する変異が存在するのかどうかを検討しておく必要がある。

密度は単位体積あたりの木材実質の重量で規定されるので、細胞壁実質の密度に部分的なばらつきがなければ細胞全体に占める細胞壁の面積割合によって密度を評価することができると考えられる。本研究では、容積密度に関連する指標として細胞壁率を用い、仮道管横断面寸法が細胞壁率に及ぼす影響を明らかにすることによって、仮道管横断面寸法相互の関係及び容積密度との関係を推定することを目的とした。

試料と方法

試料

長野県小県郡東部町に設定されたカラマツ産地試験林・和試験林(上田事業区24林班わ、ら小班、1962年植栽、1993年伐採)から採取したカラマツ(*Larix kaempferi* (Lamb.) Carr.) 51個体を用いた。当産地試験林は16産地の3重格子法(16産地×3反復)で設定され(山本, 1993; 高田ら, 1994)、その中から高田ら(1994)の報告にしたがって、ヤング係数が高いもの、中程度のもの、低いものとして5産地を選んだ(Table 1)。ただし、ヤング係数と細胞寸法の関係については、本論ではふれない。なお、産地ごとの試料個体数は9~11個体であり、反復ごとの個体数は3個体または4個体である。

Table 1. Sample trees from different provenance
試料木の産地及び産地ごとの個体数

Code	Provenance 産地	Number of trees 個体数
AK	Asama Kutsukake 浅間沓掛	10
FS	Fujisan Sangome 富士山三合目	10
KK	Kaikomagatake 甲斐駒ヶ岳	9
NY	Nikko Yasuhara 日光安原	11
ON	Ontake 御岳	11

測定方法

カラマツ円板(25~27年輪)から1方向のストリップを採取し、外側5年輪を含む部分を $1.5 \times 1 \times 2$ cm (R×T×L)の小ブロックに分割した。小ブロックから約15 μ m厚さの木口切片を作成し、サフランニン染色の後、常法に従い永久プレパラートを作製した。仮道管横断面寸法の測定には画像解析装置(TASPER)を用いた。成熟材と考えられる外側5年輪について早材部及び晩材部に約 $300 \times 900 \mu$ m (R×T)の測定ウィンドウを設定し、ウィンドウ内すべての仮道管(200~400個)の寸法を測定した。画像解析装置に入力した濃淡画像から濃度分布を求め、細胞壁に起因する濃度分布のピークと内こうに起因するピーク間の最小値を示す濃度を閾値として細胞壁と内こうを分離した。分離された内こう像を対象に、隣接する内こうがセルコーナー部を除いて互いに接触するまで膨張処理を行ったものを仮道管外形として測定対象とした。測定を行ったパラメータは早材及び晩材の仮道管断面積(CA)、放射フェレ径(放射径, RD)、接線フェレ径(接線径, TD)、細胞壁断面積(WA)、細胞壁率(W%)、内こう断面積(LA)、内こう放射フェレ径(LR)、内こう接線フェレ径(LT)である。細胞壁断面積は、仮道管外形の断面積と内こうの断面積の差とし、細胞壁率は、ウィンドウ内の細胞壁断面積の和の仮道管断面積の和に対する百分率とした。各パラメー

タの個体ごとの平均値は、年輪ごとの平均値の平均を求めることによって得た。なお、壁厚は仮道管外形と内この直径差の二分の1として求めたが、1画素の寸法が約 $0.5\mu\text{m}$ であることから十分な測定精度（特に早材部）が期待できないと考えられるため、ここでは主たる検討対象とはせず補助的なデータとして扱う。その他にも測定値に影響を与える因子（顕微鏡の分解能や切片の厚さに起因する影など）があるが、これらを低減するために顕微鏡の適正な設定、切片の傾斜の有無の確認などを行った上で、それ以上の誤差については一定もしくは無作為であると考えて無視した。

結果と考察

仮道管横断面寸法の産地間の比較

仮道管断面積、仮道管直径、細胞壁断面積及び細胞壁率の産地ごとに算出した平均値及び標準偏差の範囲をFigs. 1～5に示す。これらの図からわかるように、多くのパラメータで産地によって平均値が異なるが、測定値のばらつきを示す標準偏差の範囲は互いに重複しており、平均値間の差の有無は読みとれない。これら産地ごとの平均値を相互に比較するためにt検定を行ったところ、ほとんどのパラメータについて5%レベルで有意な平均値間差が検出できる産地の組み合わせが存在した。そこで、産地と反復を二元配置にした分散分析を行った。ここでは、産地及び反復の効果についての分散比（F値）を示す（Table 2）。早材仮道管で産地に関して大きな分

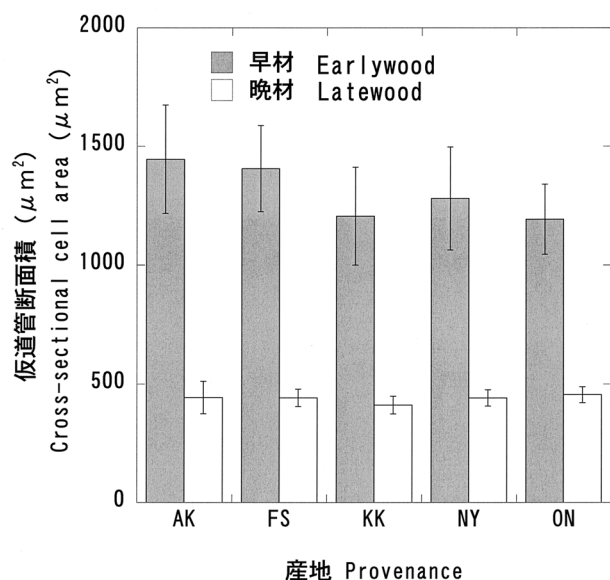


Fig. 1. Average of cross-sectional cell area with standard deviation.

仮道管断面積の産地ごとの平均値及び標準偏差
Note: Refer to table 1 for code of provenance.

産地の略号についてはTable 1を参照のこと。

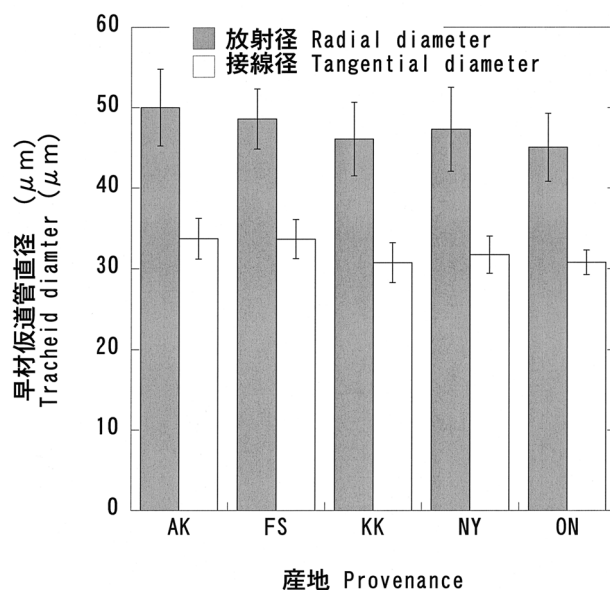


Fig. 2. Average and standard deviation of radial and tangential diameter in earlywood.

早材仮道管直径の産地ごとの平均値及び標準偏差

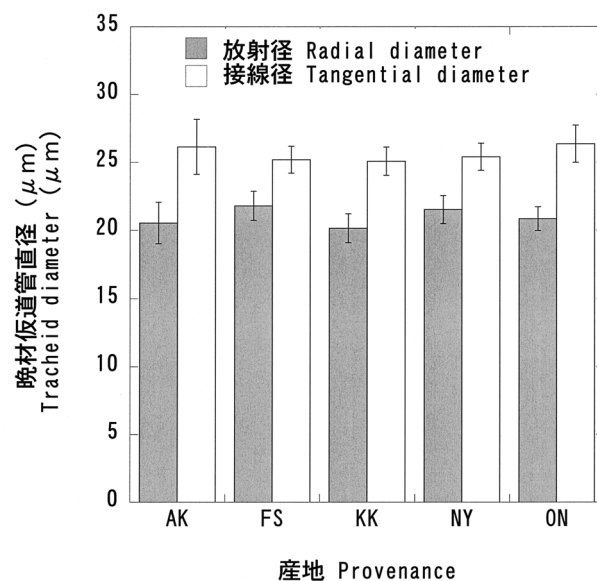


Fig. 3. Average and standard deviation of radial and tangential diameter in latewood.

晩材仮道管直径の産地ごとの平均値及び標準偏差

散比を示したものは仮道管断面積、接線径と細胞壁断面積で、これらの産地ごとの平均値間差は1%レベルで有意であった。一方、放射径の分散比は仮道管断面積や接線径の分散比に比べて小さく、しかも有意ではなかった。このため、早材仮道管断面積にみられた平均値間差は、主として接線径の平均値の差により生じると考えられた。晩材仮道管では、放射径、接線径ともに有意な平均値間差がみとめられたが、仮道管断面積では平均値間差は有

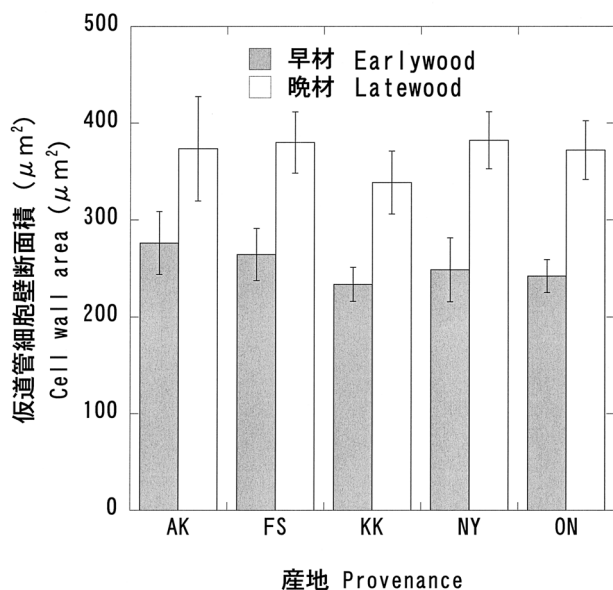


Fig. 4. Average of cell wall area with standard deviation.
細胞壁断面面積の産地ごとの平均値及び標準偏差

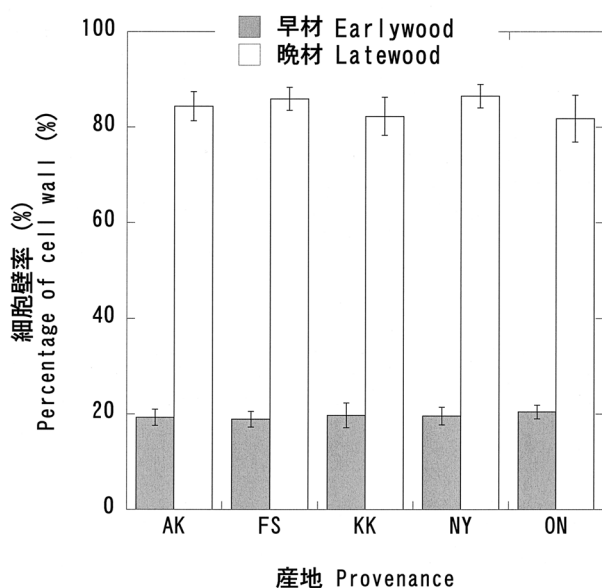


Fig. 5. Average of percentage of cell wall with standard deviation.
細胞壁率の産地ごとの平均値及び標準偏差

意ではなかった。このことは放射径と接線径との間の相関関係が弱いことから ($r=0.28$)、産地による両者の変動が連動していないと考えられ、両者の変動の関連性が低いことによって仮道管断面面積に及ぼす直径の効果が相殺されたことによると考えられる。

容積密度の指標となる細胞壁率についてみると、早材、晩材ともに産地による差がみとめられなかった。この結果は、野堀ら (1988a) の早材、晩材別の平均容積密度はクローン間の独立性が低いとする結果と一致す

る。細胞壁率についての分散比を産地と反復で比較してみると、早材・晩材ともに反復間の分散比の方が、わずかではあるが高いことがわかる。このことは、産地間の平均値の差によって生じた分散よりも反復間の平均値間差によって生じる分散の効果が大きいことを意味し、成育環境のわずかな違いの影響が大きい可能性もありうる。

測定を行ったパラメータのうち、仮道管接線径と細胞壁断面面積については早材・晩材ともに有意な産地間差がみとめられた。両パラメータともに、分散比が3.11~4.90と他のパラメータに比べて大きいこと、早材部及び晩材部ともに産地間の平均値間差がみとめられることから、産地に固有の形質である可能性が示唆される。

仮道管横断面寸法及び細胞壁率の相互関係

仮道管断面寸法に関する各パラメータ相互の関係及び細胞壁率との関係をみるために、個体ごとの平均値について各横断面寸法と細胞壁率の関係を調べ、それらの間の相関係数を計算した (Tables 3, 4)。早材仮道管では、仮道管断面面積、放射径、接線径、細胞壁断面面積相互の間に有意な正の相関がみとめられた。また、これらと細胞壁率との相関係数はいずれも負であった。したがって、仮道管直径が大きくなると仮道管断面面積、細胞壁断面面積ともに大きくなるが、細胞壁率は小さくなることになる。細胞壁率の計算式では細胞壁断面面積の和が分子となるため、細胞壁断面面積の効果のみを考えれば細胞壁断面面積と細胞壁率との間には正の関係がみとめられるはずであるが、細胞壁断面面積と細胞壁率の関係は負の関係となった。したがって、分母に関与する直径などの仮道管の寸法が、分子である細胞壁断面面積に比べて大きな影響をもつと考えられる。このことから、早材の細胞壁率は主として仮道管横断面寸法によって決定され、細胞壁量の寄与は比較的小さいと考えられる。

晩材仮道管についても早材仮道管と同様に仮道管断面面積、放射径、接線径、細胞壁断面面積相互の間に有意な正の相関がみとめられたが、早材部と異なり放射径と接線径の関係は他のパラメータ間の相関に比べて小さかった。これらのパラメータと細胞壁率の関係をみると、仮道管断面面積は相関がみられず、放射径は正、接線径は負、細胞壁断面面積は正の関係にあるなど早材仮道管の場合と異なっていた。したがって、晩材仮道管では横断面寸法が細胞壁率に及ぼす影響は小さいと考えられた。これに対して、細胞壁率は細胞壁断面面積と正の相関関係にあるほか、細胞壁厚との相関が0.74~0.82と高いこと、内こうの断面面積及び接線径と強い負の相関 (-0.69~-0.92) を示すことなどから、細胞壁の量が細胞壁率を決定する主たる因子であると考えられた。

Table 2. Variance ratio calculated from analysis of variance.
産地と反復を二元配置にした分散分析で求めた分散比

	Sv	CA	RD	TD	WA	W%	WR	WT
Earlywood 早材	Provenance 産地	4.07**	2.14	4.90**	4.62**	1.06	0.54	2.16
	Replication 反復	1.04	0.52	1.35	0.14	1.61	0.24	0.76
Latewood 晩材	Provenance 産地	2.09	3.00*	3.24*	3.11*	1.21	2.68*	4.63**
	Replication 反復	0.76	2.01	0.03	0.30	1.42	0.95	0.18

Legend: Sv: Source of variance 変動因, CA: Cross-sectional cell area 仮道管断面面積, RD: radial diameter 放射径, TD: tangential diameter 接線径, WA: cell wall area on cross section 細胞壁断面面積, W%: cell wall percentage 細胞壁率, WR: radial wall thickness 放射壁厚, and WT: tangential wall thickness 接線壁厚.

Note: degrees of freedom are 4 (provenance), 2 (replication), 8 (interaction) and 36 (error). Single and double asterisks indicate that F values are significant at 5 % and 1 % level, respectively.

自由度は、それぞれ4（産地）、2（反復）、8（交互作用）、36（誤差）である。表中の**及び*はF値が1%レベル及び5%レベルで有意であることを示す。

Table 3. Correlation coefficients between parameters for earlywood tracheids.
晩材における横断面寸法相互の相関係数

	CA	RD	TD	WA	W%	WR	WT
CA	1.00						
RD	0.93**	1.00					
TD	0.93**	0.74**	1.00				
WA	0.83**	0.75**	0.77**	1.00			
W%	-0.76**	-0.75**	-0.69**	-0.31*	1.00		
WR	-0.32*	-0.42**	-0.18	-0.05	0.67**	1.00	
WT	0.09	-0.01	0.12	0.51**	0.40**	0.40**	1.00

Legend: CA, RD, TD, WA, W%, WR and WT: refer to Table 2. 表中の記号はTable 2を参照のこと

Note: Single and double asterisks indicate that the correlation coefficients are significant at 5% and 1% level, respectively.
表中の**及び*は相関係数が1%レベル及び5%レベルで有意であることを示す。

Table 4. Correlation coefficients between parameters for latewood tracheids.
晩材における横断面寸法相互の相関係数

	CA	RD	TD	WA	W%	WR	WT
CA	1.00						
RD	0.72**	1.00					
TD	0.86**	0.28*	1.00				
WA	0.90**	0.85**	0.62**	1.00			
W%	-0.06	0.42**	-0.41**	0.38**	1.00		
WR	0.56**	0.76**	0.23	0.85**	0.75**	1.00	
WT	0.64**	0.79**	-0.10	0.69**	0.87**	0.89**	1.00

Note: Refer to the Tables 2 and 3 for legend and note.

表中の記号はTable 2を参照のこと。表中の**及び*は相関係数が1%レベル及び5%レベルで有意であることを示す。

仮道管断面面積と細胞壁断面面積の関係

前節で述べたように、カラマツ仮道管の細胞壁率は早材部においては直径や仮道管断面面積、晩材部においては細胞壁の量に強く影響を受けていることがわかった。しかし、これら直径や細胞壁断面面積などについては産地間で有意な平均値間差がみとめられるのに対して、それらの組み合わせによって決定される細胞壁率については有意な差がみとめられないという結果については疑問が残る。細胞壁率は細胞壁断面面積と仮道管断面面積の比で表されるため、細胞壁断面面積と正比例、仮道管断面面積と逆比例の関係にあることが予測されるが、早材部では細胞壁率とそれらの関係はいずれも負となっている（Table 3）。これは、細胞壁断面面積と仮道管断面面積の間に強い正の相関があるためである。したがって、産地によって両者の

関係が異ならない限り、仮道管断面面積や細胞壁断面面積にみとめられた産地による平均値間差が、細胞壁率には反映されないことになる。そこで、産地ごとに仮道管断面面積と細胞壁断面面積の関係を調べた（Figs. 6、7）。早材部における仮道管断面面積と細胞壁断面面積の関係は、各産地とも正の関係にあり、晩材部についても両者の間に正の関係がみとめられた。また、産地ごとの回帰直線の傾きは早材部の1産地を除けば、ほぼ等しくなっている。ただし、他と傾きの異なる産地（Fig. 6中の○）についても、9個体のうち7個体は概ね他の産地と同様の分布を示しているが、全体の分布から大きくはずれている他の2個体の影響により傾きが異なつたと考えられる。回帰直線の傾きが仮道管断面面積と細胞壁断面面積の比を示すため、産地ごとの回帰式の傾きがほぼ等しいことは、仮道

管断面積と細胞壁断面積の比率に産地による違いはないかあるいは小さいことを示すと考えられる。このため、多くの横断面寸法にみとめられた産地間の平均値の差が細胞壁率には反映されていなかったと考えられる。

結論

カラマツ仮道管横断面寸法を測定し、それらを産地間で比較した結果、接線径及び細胞壁断面積については早材部、晩材部ともに産地間で有意な平均値間差がみとめられた。また、仮道管断面積は早材部で有意な産地間差を示したが、晩材部では有意ではなかった。これらの横断面寸法に有意な産地間差がみとめられたのに対して、細胞壁率には有意な平均値間差がみとめられなかった。このことは、細胞壁率を示す細胞壁断面積と仮道管断面積の関係に産地による違いがなかったことによると考えられる。したがって、横断面寸法などの細胞構造指標が早材部及び晩材部の平均密度に与える影響は小さく、年輪内平均密度への影響も晩材率などの年輪構造に比べれば小さいと考えられる。このように仮道管の横断面寸法の材の密度への影響は小さいと見積もられたが、様々な材質指標と容積密度の関係を検討する際には、これらの関係にばらつきを与える因子として検討する必要が出てくると考えられる。

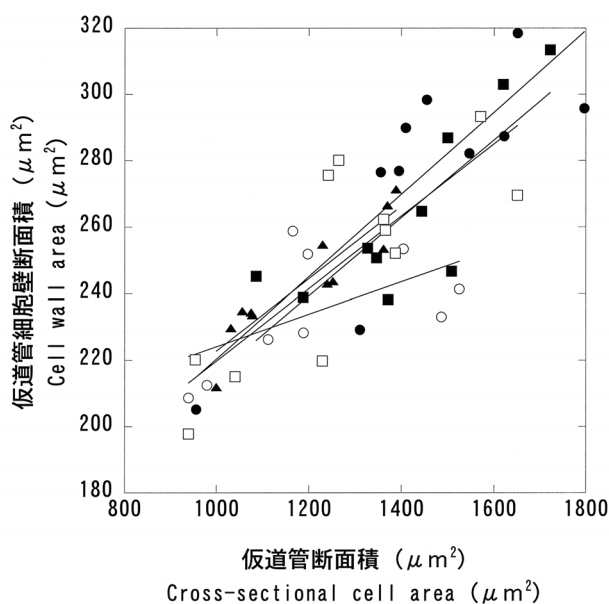


Fig. 6. Relation between cross-sectional area and cell wall area in earlywood.
早材における仮道管断面積と細胞壁断面積の関係

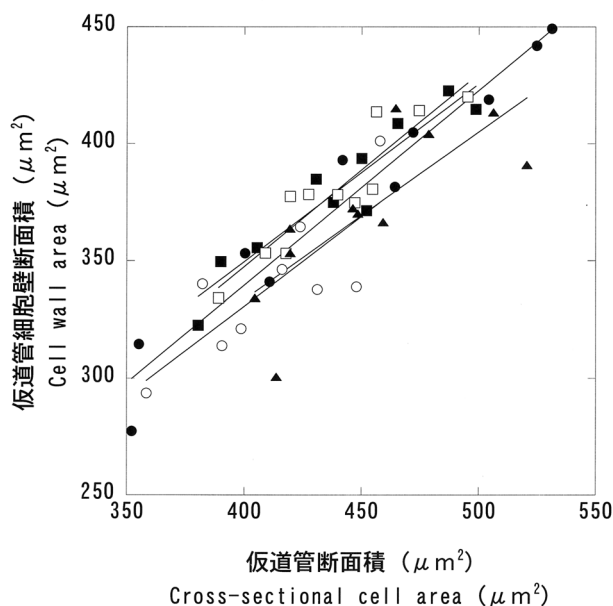


Fig. 7. Relation between cross-sectional area and cell wall area in latewood.
晩材における仮道管断面積と細胞壁断面積の関係

引用文献

- 安久津久・佐藤真由美・高橋政治・滝沢忠昭 (1990) カラマツ類品種の生長初期の仮道管長推移の比較, 北林産試場報, 4 (1), 12-18.
- Fujisawa, Y., Ohta, S., Nishimura, K. and Tajima, M. (1992) Wood characteristics and genetic variations in sugi (*Cryptomeria japonica*). Clonal differences and correlations between locations of dynamic moduli of elasticity and diameter growths in plus-tree clones, *Mokuzai Gakkaishi*, 38 (7), 638-644.
- 古賀信也 (1993) カラマツの木材性質に及ぼす間伐の影響 (第1報) 仮道管長の変動について, 日林北海道支部論, 24, 5-8.
- Koga, S., Tsutsumi, J. Oda, K. and Fujimoto, T. (1996) Effects of thinning on basic density and tracheid length of karamatsu (*Larix leptlepis*), *Mokuzai Gakkaishi*, 42 (6), 605-611.
- 小泉章夫・高田克彦・上田恒司・片寄 隼 (1990) カラマツ精英樹の肥大生長と材質 (第1報) つぎ木クロンの肥大生長, 容積密度数及び樹幹ヤング係数, 木材学会誌, 36, 98-102.
- 松村順司・堤 壽一・小田一幸 (1991) 立木密度とカラマツ仮道管長との関係について, 日林九州支部論, 44, 241-242.
- 野堀嘉裕・永田義明・千葉 茂 (1988a) カラマツ属の育種に関する研究 (XI) 軟X線写真によるカラマツの年輪幅, 容積密度のクロン間差異の検定, 日林北海道支部論, 36, 105-107.

- 野堀嘉裕・永田義明・千葉 茂（1988b）軟X線写真による造林木の容積密度解析（I）カラマツクローンにおける高容積密度要因の解析，日林論，**99**，239-240.
- 重松頼生・松林 寛（1985）カラマツの材質試験（XXIV）植栽密度と仮道管長の関係，日林中部支部論，**33**，105-108.
- 重松頼生・百武浩平・竹澤圭司（1991）カラマツの材質試験（XXXIV）肥大生長に伴う比重と細胞壁率の変動，日林中部支部論，**39**，175-178.
- 塩倉高義（1981）カラマツ材の品質に関する基礎的研究（第6報）樹幹内の密度と仮道管径の大きさの変動について，東京農大農学集報，**26**（1），59-67.
- 須川豊伸（1989）アカマツ自然受粉家系の仮道管長の変動と遺伝率の推定，林試研報，No.355，9-30.
- 高田克彦・小泉章夫・上田恒司（1992）カラマツ産地試験林における樹幹ヤング係数の地理的変異，木材学会誌，**38**（3），222-227.
- 高田克彦・平川泰彦・岡田直紀・藤原 健（1994）カラマツの種子産地による材質変異（III）ヤング係数による種子産地の評価，日本学会研発要，**44**，229.
- 山本千秋（1993）長野試験におけるカラマツ25産地の特性評価，林木の育種，No.168，7-9.