

報告番号 乙 第 4518 号

樹木細胞壁における成長応力発生機構
に関する研究

山本浩之

Hiroyuki YAMAMOTO

目次

	ページ
おもな記号の一覧	
第1章 緒言	1
1. 1 はじめに	1
1. 2 従来の研究	2
1.2.1 成長応力発生機構に関する従来の文献	2
1.2.2 初期の研究	3
1.2.3 Lignin Swelling Hypothesis (リグニン膨潤仮説)	4
1.2.4 Cellulose Tension Hypothesis (セルロース引張応力仮説)	6
1.2.5 含水率変化による収縮・膨潤仮説	7
1.2.6 Callose仮説	8
1.2.7 統一仮説—最近の研究	8
第2章 表面成長応力の測定方法	10
2. 1 はじめに	10
2. 2 肥大成長に伴って傾斜樹幹内に重ね合わされる曲げ応力分布	10
2.2.1 曲げ応力の重ね合わせの考え方	10
2.2.2 自重による樹幹内曲げひずみ分布の形成	11
2.2.3 スプリングバックモーメント	16
2.2.4 実測値による樹幹内曲げひずみ分布の推定	17
2. 3 実験方法	18
2.3.1 供試樹木	18
2.3.2 表面成長応力解放ひずみの測定法	18
2. 4 結果と考察	18
2.4.1 地上高に沿っての表面応力解放ひずみの分布	18
2.4.2 根曲がり部分における表面ひずみの円周分布	22
2.4.3 表面成長応力解放ひずみの測定精度に及ぼす樹幹内曲げ 応力分布の影響	22
2. 5 要約	26

第3章 圧縮あて材部の成長応力と解剖学的特徴および理化学的性質との関係	27
3. 1 はじめに	27
3. 2 実験方法	27
3.2.1 供試樹木	27
3.2.2 表面応力解放ひずみの測定	29
3.2.3 解剖学的特性の観察・測定	29
3.2.4 繊維方向ヤング率の測定	30
3.2.5 材色の測定	30
3.2.6 Klasonリグニン量の測定	30
3. 3 結果および考察	31
3.3.1 表面成長応力解放ひずみの地上高分布	31
3.3.2 光学顕微鏡観察	31
3.3.3 Klasonクラソンリグニン量	31
3.3.4 材色	34
3.3.5 解剖学的特徴	34
3.3.6 繊維方向ヤング率	38
3. 4 要約	38
第4章 引張あて材部の成長応力と組織・構造および理化学的性質	40
4. 1 はじめに	40
4. 2 実験方法	40
4.2.1 供試樹木	40
4.2.2 表面成長応力測定	41
4.2.3 弾性定数の測定	41
4.2.4 軸方向要素における木口面細胞壁面積率の測定	42
4.2.5 平均マイクロフィブリル傾角(MFA)の測定	42
4. 3 結果と考察	42
4.3.1 動径分布(偏心成長の程度)	42
4.3.2 軸方向要素の細胞壁面積率	45
4.3.3 繊維方向ヤング率	45
4.3.4 成長応力の円周分布	47
4. 4 要約	50

第5章 引張の成長応力の発生に及ぼすセルロースマイクロフィブリルの寄与	51
5. 1 はじめに	51
5. 2 実験方法	51
5.2.1 供試樹木	51
5.2.2 繊維方向成長応力解放ひずみ（解放ひずみ）の測定	52
5.2.3 ミクロフィブリル傾角（MFA）の測定	52
5.2.4 α セルロース量の測定	52
5.2.5 繊維方向全収縮率の測定	52
5. 3 結果と考察	52
5.3.1 繊維方向解放ひずみ	52
5.3.2 繊維方向全収縮率	54
5.3.3 解放ひずみと α セルロース量	58
5.3.4 解放ひずみとMFAとの関係	58
5. 4 要約	58
第6章 二層複合円筒状細胞モデルによる成長応力発生機構の検討	60
6. 1 はじめに	60
6. 2 力学モデルによる解析	60
6.2.1 モデル化の方法	60
6.2.2 細胞モデルの寸法変化に影響を与える因子	62
6.2.3 細胞モデルの寸法変化を記述する式の導出	63
6. 3 結果と考察	69
6.3.1 圧縮あて材を含むスギのMFAと成長応力（解放ひずみ）との実測関係	69
6.3.2 スギ正常材および引張あて材を含むユリノキのMFAと成長応力（解放ひずみ）との関係	71
6.3.3 細胞モデルの寸法変化とMFAとの関係のシミュレーション結果	71
6. 4 要約	76
補遺	76
式(6.24)の詳細	76

第7章 ゼラチン状繊維における繊維方向の引張応力の発生機構 — ゼラチン状繊維モデルによる検討	78
7. 1 はじめに	78
7. 2 ゼラチン状繊維のモデル化	78
7.2.1 ゼラチン状繊維モデル	78
7.2.2 ゼラチン状繊維モデルの寸法変化に影響を与える因子	80
7.2.3 細胞モデルの寸法変化を記述する式の導出	81
7. 3 実験結果	84
7.3.1 供試樹木	84
7.3.2 コハウチワカエデにおける実験結果	84
7. 4 モデル解析の結果	84
7.4.1 G層のCMFが収縮しないと仮定した場合のシミュレーション結果	84
7.4.2 G層のCMFは収縮するが、その大きさがS2層のMF Aに対して一定であると仮定した場合の結果	86
7.4.3 θ が小さい領域 ($\theta < 30\text{deg.}$) で、G層を構成するCMFの収縮量が、 θ の減少とともに増加してゆくと仮定したときの結果	86
7. 5 要約	89
補遺	89
A. 式(7.8)における係数行列 a_{11} 、 a_{12} 、……、 b_{33} の詳細	89
B. 細胞モデルにおける弾性物性値の推定	91
第8章 成長応力の発生に及ぼす二次壁外層 (S1層) の影響 — 三層複合円筒状細胞モデルによる検討 —	94
8. 1 はじめに	94
8. 2 臨界MF Aの問題の歴史的経緯	94
8. 3 S1層を有する細胞モデル	95
8.3.1 細胞モデル	95
8.3.2 細胞モデルの寸法変化に影響を与える因子	97
8.3.3 細胞モデルの寸法変化を記述する式	97
8. 4 シミュレーション結果	99
8. 5 要約	103

補遺	103
A. 方程式(8.1)の係数 a_{11} , a_{12} , ..., b_{34} の詳細	103
B. E_u , E_s , S_u , S_s , および F の最終値の推定	107
第9章 二次壁の木化に伴う細胞壁物性の時間的变化を考慮することによる、 成長応力発生機構の検討	108
9.1 はじめに	108
9.2 細胞モデル	108
9.3 成熟に伴う細胞モデルの寸法変化を記述する方程式	110
9.3.1 細胞モデルの自由寸法変化(ひずみ) ε_L , ε_T , ε_R	110
9.3.2 細胞モデルの寸法変化に影響を及ぼす因子	110
9.3.3 細胞壁成熟に伴う細胞モデルの寸法変化を記述する式	112
9.3.4 因子 ε_1 , ε_2 , ε_u , ε_s , S_u , S_s の細胞壁成熟に伴う 経時変化を考慮することによる式(9.1)の書き換え	112
9.4 二次壁の成熟(木化)に伴う細胞モデルの寸法変化	113
9.4.1 細胞モデルの寸法変化の計算方法	113
9.4.2 計算結果	114
9.5 要約	122
補遺	122
A. 式(9.4)における積分が T_1 , T_2 に無関係となるための条件	122
B. 式(9.4)の積分結果が、 $\varepsilon_1(t)$, $\varepsilon_u(t)$, $\varepsilon_2(t)$, $\varepsilon_s(t)$, $S_u(t)$, $S_s(t)$ の時間的変動パターンによらず、これらの 初期値と最終値のみによって定まること	123
第10章 総括	125
(1) 傾斜して成育する樹幹の表面成長応力の評価法の確立	125
(2) あて材部の成長応力と解剖学的特徴および理化学的性質との関係	126
(3) 細胞モデルによる成長応力発生過程のシミュレーション	127

謝辞 130

引用文献 131

おもな記号の一覧

ε : 真の表面成長応力解放ひずみ

ε_1 : 立木状態で表面応力を解放して得られるひずみ

ε_2 : 伐倒後に表面応力を解放して得られるひずみ

ε_3 : 自重による曲げひずみ分布の樹幹表面付近での値

ε_s : スプリングバックひずみ

$\varepsilon_c := \varepsilon_2 + \varepsilon_s$

r_1, r_2 : 細胞モデルのS2層における内半径、外半径

u_1, u_2 : 細胞モデルのS1層における内半径、外半径
ただし、 $u_1 = r_2$ である

q_1, q_2 : 細胞モデルのG層における内半径、外半径
ただし、 $q_2 = r_1$ である

h : 最外層（複合中間層）の厚さ

θ : 二次壁中層のマイクロフィブリル傾角（MFAと略記する）

$k := r_2 / r_1$

$u := u_2 / u_1$

$q := q_2 / q_1$

E_s : S2層のCMF束の結晶軸（分子鎖）方向のヤング率

E_u : S1層のCMF束の結晶軸（分子鎖）方向のヤング率

E_G : G層のCMF束の結晶軸（分子鎖）方向のヤング率

S_s : S2層のマトリックス殻のせん断弾性率の2倍

S_u : S1層のマトリックス殻のせん断弾性率の2倍

S_G : G層のマトリックス殻のせん断弾性率の2倍

S_I : 最外層（複合中間層）のせん断弾性率の2倍

$G_s = E_s/S_s$

$G_G = E_G/S_G$

$G_u = E_u/S_u$

M : 第7章（G繊維モデル）では s_G/s_s を、第8章および第9章（三層複合円筒状細胞モデル）では s_s/s_u を示す。

F : 第6章および第7章（二層複合円筒状細胞モデルおよびG繊維モデル）では $s_I \cdot h/r_2$ を、第8章および第9章（三層複合円筒状細胞モデル）では、 $s_I \cdot h/u_2$ を示す。

G_I : 第6章および第7章では $s_I \cdot h/E_s \cdot r_2$ を、第8章および第9章では $s_I \cdot h/E_u \cdot u_2$ を示す。

$\varepsilon_L, \varepsilon_T, \varepsilon_R$: それぞれ、細胞モデルの寸法変化（ひずみ）の繊維、接線、半径方向成分
ただし、計算途中では、細胞モデルの各点での垂直ひずみ（主ひずみ）を指すことがある。

$\varepsilon_s, \varepsilon_u, \varepsilon_G$: それぞれS2層、S1層、G層のCMF束が細胞壁の成熟過程で自発的に発生する引張応力によって生じるひずみ

$\varepsilon_1, \varepsilon_2$: 細胞壁木化過程において、リグニンの不可逆的沈着によってS2層、S1層のマトリックス殻に生じる自由等方膨潤によるひずみ

p : 第6章(二層複合円筒モデル)では、変数 k 、 G_1 、 G_s 、 θ を、第7章(G繊維モデル)では、変数 k 、 q 、 G_s 、 G_0 、 G_1 、 M 、 θ を、第8章(三層複合円筒モデル)では、変数 k 、 u 、 G_s 、 G_u 、 G_1 、 M 、 θ を、第9章では、変数 k 、 u 、 E_s 、 E_u 、 S_s 、 S_u 、 F 、 θ を、それぞれ列ベクトル表示したものを示す。

q : 第9章において、変数 k 、 u 、 E_s 、 E_u 、 F 、 θ を列ベクトル表示したもの

第1章 緒言

1.1 はじめに

成長応力の定義は、Jacobs(1945)によれば、“生材樹幹内に認められる内部応力”であり、Post(1977)によれば“成育する植物体の木部に発生する力”であり、さらに、奥山(1993a)によれば、“植物の成長過程において植物自身が作り出す内部応力”とされている。とくに樹木の成長応力については、奥山(1993a)は“形成層帯に発生・残留する内部応力”と定義している。この定義によれば、新生木部に成長応力が発生したことによって、その反作用として、より内部の木部に生じた応力分布(残留応力分布)は、成長応力とは区別されるべきものである。いずれの定義においても、樹体の自重に起因する応力、蒸散などによって生じる水分応力、および乾燥応力などの、樹幹内に残留しない応力は含まれていない。

後述するように、Jacobs(1938, 1939)は、成長応力は肥大成長過程で形成層帯に発生するという結論を得た。この応力は、細胞壁二次壁の木化に伴って細胞壁に残留することが確認されている(Archer and Byrnes 1974, 奥山・木方 1975)。これは、木部表面で実測される表面応力にほぼ近いものである。本論文では、この木部表面応力を“表面成長応力”または単に“表面応力”ということにし、またその直接的な形成原因である細胞壁に発生する応力を“細胞壁に発生する成長応力”または単に“成長応力”ということにして、“表面成長応力”あるいは“表面応力”と区別する。

樹木は肥大成長に伴って、木部表面に異方的な応力分布(表面成長応力または単に表面応力)を発生する。表面成長応力は二次成長過程で細胞壁に発生する応力(成長応力)の直接的な反映であると考えられているが、この表面成長応力が年々重ね合わされて行くことにより、樹幹内に繊維・接線・半径各方向を主方向とする残留応力分布が形成される(Archer and Byrnes 1974, 奥山・木方 1975, Sasaki et. al. 1981)。樹幹内残留応力分布は、樹体の伐倒や玉切り時の心割れ、製材時の反り・曲がりといった加工障害の原因となり木材資源の利用歩止まりを著しく低下させる(木方 1977, Okuyama et. al. 1979)。

一方、傾斜して成育する樹木では木部の表面成長応力の円周分布は不均一なものとなるが(Okuyama et. al. 1983)、これは樹幹に曲げモーメントを生じさせることによって、傾斜樹幹の伸長成長の方向を鉛直上方へと向き直らせることに役立っている。このことは樹木が莫大な自重を支えながら成長し続けるためにも、また光合成に必要な日照量を最も効率よく得るためにも、無くてはならない形質となっている。

そこで、木材資源を有効に利用するうえで、また樹木の成長の物理的制御機構を理解するうえで、表面成長応力発生の原因を細胞壁レベルで解明することは、極めて意義深いことと思われる。

成長応力の発生機構を説明する仮説としては、Boyd(1950, 1972)、渡辺(1963, 1965)による、

いわゆる“Lignin Swelling Hypothesis”と、Bamber(1978, 1987)による“Cellulose Tension Hypothesis”の2つが、有力なものとして挙げられている。前者の仮説では、とくに圧縮あて材部における繊維方向の圧縮応力の発生機構を合理的に説明するには成功しているが、正常材部や引張あて材部における繊維方向の引張応力の発生機構の説明については、その後の研究データの蓄積によれば、しばしば実測結果とは矛盾する結果を導くものであることがわかっている。後者の仮説は、引張あて材部や正常材部における繊維方向の引張の成長応力の発生機構を合理的に説明できるものであるが、圧縮あて材部における圧縮の成長応力の発生機構については、全く説明することはできない。その後、Okuyama et. al. (1986)は、以上の2仮説の折衷説ともいべき考え方を提案することにより、現象をある程度定量的に説明することに成功したが、仮説の根拠となる実験データ（すなわち傍証）が少ないことや、説明不可能なデータも多いなど、議論の余地を残している。

以上の問題点を背景として、本研究では、樹木の成長応力の発生機構を細胞レベルで解明することを目的とした。すなわち、圧縮あて材部、引張あて材部、および正常材部のすべての部位にわたって成長応力の発生機構を統一的に説明することを目指した。本論文は以下の10章に大別される。まず第1章では、樹木の成長応力発生機構に関する既往の研究を整理・紹介した。第2章では、しばしばあて材を含んでいる傾斜樹幹の表面成長応力を測定するときの問題点を明らかにするとともに、その解決方法を提案した。第3章から第5章までは、あて材部の表面成長応力と組織・構造的特徴および理化学的の特徴とを実測により比較し、細胞壁に発生する成長応力の大きさや符号に影響を及ぼす因子を明らかにした。さらに、細胞壁における成長応力の発生原因を説明する仮説として現在有効である二仮説、すなわち、“Lignin Swelling Hypothesis”と、“Cellulose Tension Hypothesis”の双方を実験データに基づいて批判、検討、および再構築した。第6章から第9章までは、それらの因子をパラメータとして有する細胞モデルを構築し、上述の仮説に基づいて細胞壁における成長応力の発生過程をマイクロメカニクスの手法によりシミュレートした。そして、シミュレーションによる結果と実測結果とを比較することにより、上述の成長応力発生機構に関する仮説の妥当性を検討した。最後の第10章では、本研究で得られた結果の取りまとめ、および結論を述べた。

1. 2 従来の研究

1.2.1 成長応力発生機構に関する従来の文献

表面成長応力およびその直接的な原因である細胞壁における成長応力の発生機構を体系的に解説した総説、および著書としては、最近のものではWilson(1981)、奥山(1984)、Archer(1986, 1987)、Timell(1986a)、Kübler(1987)、および奥山(1993a)によるものが、比較的古いものとしては渡辺(1963)、Dinwoodie(1966)、Boyd(1950, 1972)によるものがよく知られている。このうち、渡辺(1963)、奥山(1984, 1993a)、Archer(1986)、Kübler(1987)では、成長応力発生機構だけでなく、樹幹内残留応力の発生機構および熱解放、さらに応力の測定方法についての解

説もなされている。Dinwoodie(1966)、Boyd(1972)、Timell(1986)、Archer(1986, 1987)、Kubler(1987)、奥山(1993a)では、成長応力発生機構に関する研究の発展の歴史が詳しく紹介されている。

Dinwoodie(1966)、Boyd(1972)による総説では、Martley(1928)に始まり、Koehler(1933)、Münch(1938)、Jacobs(1945)、Wardrop(1965)、Boyd(1950)、そしてWatanabe(1965)に至る研究の歴史が紹介されている。とくにBoydの総説(1972)では、彼自身の結論である“Lignin Swelling Hypothesis (リグニン膨潤仮説)”が詳しく述べられている。

Kubler(1987)は現在の研究の争点を、Boydを中心とする“Lignin Swelling Hypothesis”と、Bamberを中心とする“Cellulose Tension Hypothesis (セルロース引張応力仮説)”との論争として位置付け、それぞれの仮説が提示されるに至った過程を、Münch(1938)の先駆的な研究結果から歴史を追って精緻に解説した。

Archer(1986, 1987)は、BoydやWatanabeによる一連の研究結果に加え、最近のOkuyamaらの研究結果(1981, 1983)をも紹介することにより、細胞壁における成長応力発生機構に関する仮説およびその問題点を詳しいデータに基づいて紹介した。Okuyamaら(1986)は、“Lignin Swelling Hypothesis”と“Cellulose Tension Hypothesis”を統一することによって、新たな仮説(統一仮説、後述)を提唱した。奥山(1993a)の総説では、植物生理学および木部細胞壁の生合成に関する最新の知見をふまえ、彼ら自身の仮説(統一仮説)が詳しく解説されている。

また、あて材部の特異な表面成長応力と解剖学的特徴との関係を考察することは、成長応力発生機構の解明にとって極めて重要である。あて材の解剖学的特徴や形成過程を体系的に解説したものとしては、尾中(1949)、Côté et. al. (1965)、Wardrop (1965)、Timell (1986b)、Koch (1990)が詳しい。ただし、後2者(とくに、Koch (1990)はロジポールパインのみ)は圧縮あて材のみを扱っている。

以上の総説・著書を総合すると、細胞壁における成長応力の発生機構に関する現在の仮説は、Kubler(1987)が指摘しているように、Boydおよび渡辺らを中心とする、“Lignin Swelling Hypothesis”と、Bamberらを中心とする“Cellulose Tension Hypothesis”の二説に絞られるといえる。本章もKublerによる位置付けにならって、これらの2説を中心に、成長応力の発生機構に関する従来の研究を紹介する。

1.2.2 初期の研究

成長応力発生機構に言及した研究論文で最古のものは、Martley(1928)の報告であるといえる。彼は、樹幹の成長に伴う自重の増分が樹幹内に蓄積されてゆくことによって、樹幹内残留応力分布が形成されると考えた。そして、実際に測定される残留応力分布と理論的な計算結果とを比較した。計算結果は、現実に測定される応力よりもはるかに小さくなり、Martleyの当初の仮説では樹幹内の応力分布の発生原因を説明できないことがわかった。

Jacobs(1938, 1939)は、膨大かつ詳細な実験データに基づいて検討を行った結果、木部表面の軸方向引張応力は肥大成長過程で形成層帯に発生し、それが肥大成長に伴って樹幹内に重ね合わされて行くという結論を得た。彼によれば、新たに形成層より分化・成熟した繊維は細胞壁

の成熟過程でわずかに収縮しようとする傾向を示すために、新生木部には軸方向引張応力が発生するという。

しかしながら、後にJacobs(1945)は、以前に提出した仮説(1938)を撤回し、辺材繊維中に充填されている水分による応力(水分応力)が、繊維に引張応力を発生させるとする仮説を提唱した。Boyd(1950)が指摘しているように、この仮説はいくつかの未解決な疑問点を含んでいる。もしJacobsの仮説が正しいとすれば地上高の高い部位ほど成長応力の値が大きくなるはずであるが、現実には直立樹幹の地上高と表面応力との間には有意な相関はない、というものはそのような疑問の一例である。結局Jacobs(1965)は、この仮説を撤回し、再び彼の初期の仮説に戻っている。

Jacobと同様にMünch(1938)は、成長応力の発生機構を細胞壁の成熟過程と関連付けて取り扱い、後の“Lignin Swelling Hypothesis”の起源ともいえるような仮説を提示した。針葉樹では根曲がりの凸側(すなわち傾斜の下側)に圧縮あて材が、広葉樹では根曲がりの凹側(すなわち傾斜の上側)に引張あて材が形成される。そこでMünchは、圧縮あて材繊維は軸方向に圧縮の表面応力を発生することによって、一方、引張あて材繊維は逆に引張の表面応力を発生することによって傾斜樹幹を鉛直方向に立ち上げると考えた。さらに彼は、圧縮あて材および引張あて材細胞壁の微細構造を検討することによって、繊維に発生する応力の発生原因として次の仮説を得た。細胞壁は成熟(木化)過程でリグニンなどの充填物質により不可逆的な膨潤を生じる。その結果、二次壁中層のミクロフィブリル傾角(MFA)の大きい圧縮あて材部の繊維は軸方向に膨張しようとするが、MFAの小さい正常材部では横方向への膨潤変形が繊維方向の収縮変形を励起する。引張あて材部ではG層が著しく膨潤することにより横方向に著しく拡大し、その結果として引張あて材繊維は軸方向に著しく収縮しようとする。以上の繊維の寸法変化は、実際の樹幹内では拘束されるので、樹幹表面には圧縮または引張の表面応力が発生する。

以上が、Münchの与えた仮説の骨子である。しかし、ほとんど木化しないG層が、いかなる物質によって膨潤するのかについては、Münchは明確な説明を与えていない。Münchの仮説は、その後、Clarke(1938)によって正常材部に発生する引張の表面応力の発生機構にも適用され、ある程度の成功を見ている。

1.2.3 Lignin Swelling Hypothesis (リグニン膨潤仮説)

Münch(1938)の、細胞壁が成熟に伴って膨潤するという考え方は後に、Boyd(1950, 1972)および渡辺(1963, 1965, 1967)によって積極的に取り上げられ、いわゆる“Lignin Swelling Hypothesis”へと発展させられた。

彼らは、細胞壁の成熟(木化)過程のうちでもとくに二次壁中層(S2層)の木化過程が、異方的な表面成長応力の発生に大きな影響を与えると考えた。さらにBoyd(1972)は、分化中の繊維の放射方向の直径が木化に伴って増加するというデータ(Grozdzits, Ifjul1969)に注目し、上記の仮説に基づいて正常材部の木部表面に発生する引張の表面応力を試算したところ、実測データとの間に整合性のある結果を得た。

Watanabe(1965, 1967)は、リグニン沈着に伴って細胞壁マトリックスが結晶性のセルロースミ

クロフィブリル (CMF) と直角な方向へ膨潤するために、繊維細胞は伸びまたは縮みの寸法変化を生じると考え、繊維の変形が伸びとなるかまたは縮みとなるかは S2 層の MFA の大小によるとして、針葉樹の正常材および圧縮あて材における繊維方向表面成長応力の発生機構を説明した。

Boyd(1972)は、Barber・Meylan(1964)が与えた細胞壁の異方的変形に関する数学的なモデルに彼の "Lignin Swelling Hypothesis" を適用して、S2層の木化過程で発生する異方的な成長応力の発生機構に関する理論的な考察を行ない、上記のWatanabe(1965)の仮説を定量的に裏付けた。

Barber・Meylan(1964)は、細胞壁を CMF 繊維によるリグニン・ヘミセルロース (LH) マトリックスの一方強化平板とみなし、マトリックス領域への水分の吸脱着に伴う細胞モデルの異方的膨潤・収縮変形を MFA との関係で理論的に考察した。彼らの解析では、マトリックス相の吸放湿による等方収縮・膨潤が CMF 骨格によって拘束されるために、細胞壁の変形は異方的なものとなるという。

Boydは、細胞壁マトリックスへの吸水膨潤過程を、リグニンの沈着・堆積によるマトリックスの膨潤過程とみなした。MFA が約 45° 以上では、細胞壁の繊維方向寸法変化を表すひずみは、外界による拘束が無い場合には正の値となる。すなわち、MFA が約 45° 以上の範囲では、細胞壁は木化に伴って繊維方向に伸びようとする傾向を示すが、実際の樹幹内ではこの変形が拘束されて細胞壁には繊維方向の圧縮応力が生じるという。計算によれば、この MFA の領域ではリグニン沈着量が増加するほど、繊維方向圧縮応力の絶対値は大きくなる。後述するように、実験的には圧縮あて材部では MFA が大きくなるほどリグニン量は高くなり、しかも繊維方向の圧縮の表面応力は増大する (Yamamoto et. al. 1991, Sugiyama et. al. 1993)。このことは Boyd の計算結果を実験的に支持するものである。

一方、MFA が 20° から 40° では、繊維方向寸法変化を表すひずみは負の値になり、繊維は軸方向に縮む傾向を示すために、細胞壁には引張応力が生じる。計算によれば、この MFA の領域でも、リグニン沈着量の増大によって軸方向引張応力は増大する。ところが、Boyd の計算では、MFA が 10° 以下になると再び、細胞壁は繊維方向に伸びの寸法変化を生じることになる。このことは MFA が 10° 以下の領域でも繊維方向に圧縮の成長応力が発生するということを意味する。現実には針葉樹・広葉樹とも MFA がある一定の値よりも小さい領域では、繊維方向の表面成長応力は大きな引張であり、さらに引張応力の大きさとリグニン量とはしばしば負の相関関係にあることが報告されている (Sugiyama et. al. 1993)。

以上のように、細胞壁モデルを用いた Boyd の理論は、とくに圧縮あて材部に発生する圧縮の表面応力の発生原因を定量的に説明することに成功したと言えるが、MFA が小さい領域では実験結果とは大きく矛盾している。

ところで、Boyd らの仮説の特徴の一つに、繊維方向の成長応力と接線方向への成長応力の発生を単一の過程で説明していることが挙げられる。たとえば MFA が小さい正常材部の繊維では、リグニン沈着によってマトリックス領域は横方向へ膨潤し、その結果軸方向へは繊維は収縮しようとするために、細胞壁に異方的な成長応力が発生するとしている。したがって、Boyd の考え方によれば、繊維方向表面成長応力と接線方向表面応力との間には、常に高い相関関係

が示されることになる。Okuyama et. al. (1986)は、あて材を含む針葉樹および広葉樹について両者の相関関係を検討したが、際立った相関関係は見出されなかった。それより前に、Okuyama et. al. (1981)は、スギ正常材の当年成長層における表面応力解放ひずみの季節変動を測定したところ、軸方向解放ひずみは肥大成長が開始される4月初頭から徐々に増加し、晩材が形成される8月末には最大の縮みとなって以後一定値に達するが、接線方向解放ひずみは8月末になっても安定せずに、休眠期の末期である3月初頭まで徐々に増加しつづける。このことは、繊維の軸方向の収縮は、必ずしも細胞壁の横方向への膨潤の結果生じるわけではないということを示唆している。

また、Okuyama et. al. (1983, 1986)は、引張あて材部を有する広葉樹樹幹における表面応力の分布を測定すると、しばしばあて材部と正常材部との境界域で表面応力は微小な圧縮応力となるということを報告している。このことは、正常材部繊維の細胞壁およびゼラチン状繊維（G繊維）における木化層に通常の引張応力が生じた後に、ほとんど木化することのないゼラチン状層（G層）に極めて大きな引張応力が生じると考えると説明がつく。一方、Scurfield (1973)はG繊維に発生する大きな引張応力の発生機構もまた、Boydの仮説に基づいて説明し得ると主張した。彼は、木化層の横方向への著しい膨潤がG繊維の軸方向への収縮を促すという仮説によってG繊維における強い引張応力の発生機構を説明しているが、この仮説は理論的にも実験的にも根拠に乏しい。

いずれにせよ、Boyd、Watanabeらの“Lignin Swelling Hypothesis”は、圧縮あて材部における圧縮の表面応力の発生機構を説明することに成功しているものの、正常材部や引張あて材部の引張の表面応力の発生機構については、実測結果とはむしろ矛盾する結論を導いている。

1.2.4 Cellulose Tension Hypothesis (セルロース引張応力仮説)

多くの研究者は、CMF間隙へのリグニン沈着に伴い、細胞壁が不可逆的に膨潤することを認めているが、この過程が繊維方向の引張応力発生の原因となるかどうかについては、かならずしも意見は一致していない。“Lignin Swelling Hypothesis”を疑問視する研究者は多いが、彼らの多くは引張応力の発生原因をCMF自身に求めている。そのような立場に立つ仮説を、ここではKübler(1987)に倣って、“Cellulose Tension Hypothesis”と呼ぶことにする。その歴史は“Lignin Swelling Hypothesis”に比べると若干新しいが、その発想はすでに尾中(1949)の報告には見出されている。もちろん“Cellulose Tension Hypothesis”も、“Lignin Swelling Hypothesis”と同じく、樹木細胞壁の成熟（木化）過程の研究結果に基づいている。

Wardrop(1965)は、引張あて材細胞壁の形成過程の研究を通じて、引張応力の発生機構に関して以下に述べるような仮説を得た。引張あて材部のゼラチン状繊維内に形成されるゼラチン状層（G層）は、その堆積初期には結晶化度の低いセルロースマイクロフィブリル（CMF）からなり、細胞の成熟とともに結晶化度が增加する。その過程で、CMFは結晶の長軸方向に収縮しようとする傾向を増す。その結果、G繊維には軸方向に大きな引張応力が発生するという。一般に、正常繊維の木化層（S2層）におけるCMFも、細胞の成熟過程で結晶化度を増し、その結果としてCMFは結晶の長軸方向に収縮しようとするが、CMFの結晶化は細胞壁のリ

グニン化によって抑制され、とくにリグニン沈着量が多い圧縮あて材部では、CMFの収縮は最小限に押さえられるという。以上が、Wardropの仮説である。

リグニン量が極めて低い草本植物では、茎の表面に引張応力が生じているということがKübler(1959)によって確かめられているし、また脱リグニン過程でCMFは軸方向に収縮するという報告もあることから(Wardrop 1965, Stöckmann 1972)、CMFが細胞壁の成熟過程で収縮するという考え方はあながち否定できない。

"Cellulose Tension Hypothesis"を強力に支持しているBamber(1978, 1987)は、Wardropの仮説(1965)やKüblerの実験結果(1959)を取り上げて自説を展開するとともに、Boydが提示した一連の研究結果をひとつひとつ批判的に検討した。Boydの結論に対する反論のうち、「木化度が正常材部よりも小さいにもかかわらず、引張あて材部では軸方向に強い引張応力が発生している」というものは決定的であると言えるだろう。

Bamber(1978, 1987)による説明を要約すれば、以下のようになる。分化中の細胞壁に堆積したCMFは結晶化が進むにしたがって収縮する傾向を示す。CMFの結晶化はある程度までは限りなく進行する性質のものであるから、CMFの収縮も結晶化が進む限りは停止することはない。一方、細胞質が存在する間は、細胞内の高い膨圧によりCMFの収縮は妨げられている。したがって細胞壁中のCMFは結晶長軸方向に大きな引張応力を発生している。その後、細胞質の消失に伴い膨圧が減少するために、細胞は大きく収縮しようとする。一方、膨圧の急速な減少に先立って細胞壁の木化が進行するが、Wardrop(1965)が言うように、リグニン沈着はCMFの結晶化度の増加傾向を停止させるために、CMFに発生する引張応力もある程度の値に制限される。膨圧が消失した後の繊維の軸方向の収縮は、実際の樹幹内では隣り合う細胞相互の接着のために抑制され、結果として細胞壁には繊維方向に引張応力が残留するという。また、細胞壁の接線方向に発生する圧縮応力は、CMFの軸方向引張応力に対するポアソン効果によって発生するという。

以上の仮説によれば、リグニン沈着量が少ないほど、またセルロース量が多いほど引張の繊維方向成長応力が増加するということになる。Nicholson et. al. (1972), Sugiyama et. al. (1993)の実験結果は、このことを支持する。

一方、"Cellulose Tension Hypothesis"によって、圧縮あて材部における繊維方向圧縮応力の発生機構を説明することは難しい。Bamber自身は、圧縮あて材部における圧縮の繊維方向応力の発生機構については全く説明を与えていない。

1.2.5 含水率変化による収縮・膨潤仮説

Hejnowicz(1967)は、幼齢木のあて材部における乾燥収縮率が、成長ひずみの大きさに相当することを実験的に確認した。このことから彼は、細胞壁形成過程での水分の吸放出が成長応力の発生原因であるとする仮説を提出した。彼によれば、圧縮あて材は細胞壁形成過程で著しく吸水することによって、繊維方向に大きな圧縮応力を発生し、一方、広葉樹あては水分放出によって繊維方向に大きな引張応力を発生するという。また、研究の過程で彼は"Neutral Compression Wood"なるものの存在を報告している。しかしながら、成熟過程の細胞壁は常に

高い水分状態にあり、含水率の劇的な変化はないことや(Wilson1981)、その後誰も"Neutral Compression Wood"なるものの存在を確認していないことなどから、現在ではHejnowiczの仮説は否定されている(Timell 1986)。

1.2.6 Callose仮説

Brodzki(1972)は、圧縮あて材仮道管のらせん状裂け目にある種の1,3-linked glucanを見つけ、これを"Callose"と呼んだ。これは、Hoffmannら(1971)が単離した酸性 β -D-glucan(彼らはLaricinanと名付けた)と考えられている。Brodzki(1972)およびWloch(1975)はCalloseが著しく吸水膨潤することが、圧縮あて材の大きな圧縮応力の発生原因であるとした。Boyd(1978)が論破しているように、Calloseの吸水膨潤が細胞壁に引き起こす応力は、実測されるような成長応力には到底なり得ないなど、Brodzkiらの仮説は現在では否定されている(Timell1986)。

1.2.7 統一仮説—最近の研究

"Lignin Swelling Hypothesis"は、とくに圧縮あて材部における圧縮の表面応力の発生機構を説明でき、一方、"Cellulose Tension Hypothesis"は引張あて材部や正常材部の引張の表面応力の発生機構を説明できる。同一樹幹内において、あて材部から正常材部へは、あて材組織の発達程度・成長応力の大きさともに連続的に移行していることから(Nicholson et. al. 1972, Trenard et. al. 1975, 山本・奥山 1993a, 1993b)、また、針葉樹・広葉樹ともに正常材部では樹種によらず、ほぼ同じオーダーの引張の表面成長応力が発生していることから(Sasaki et. al. 1978)、成長応力は、あて材部と正常材部とで共通の機構に基づいて発生していると考えるのは、極めて素朴かつ合理的な考え方であろう。以上の考え方を背景としてWilson (1981)は同時に両者の仮説を組み合わせることが、成長応力の発生機構の解明にとって有効となるだろうということをはのめかしている。

Okuyamaらは、Kikata(1972, 1974a, 1974b, 1977)によって採用されたひずみゲージ法を発展させることによって、膨大な数のデータを測定・収集した。その結果彼らは、"Lignin Swelling Hypothesis"と"Cellulose Tension Hypothesis"の双方を採用すれば、MFAと表面応力との関係を説明できることを示した(Okuyama et. al. 1984, 1986)。さらに彼らは、針葉樹および広葉樹のあて材の特異な表面応力と組織・構造との関係を詳しく調べた(Okuyama et. al. 1986)。その結果、S2層のMFAと繊維方向の表面応力との間には密接な相関関係があること、とくにMFAの大きい圧縮あて材部では、繊維方向表面応力は大きな圧縮応力となり、一方、MFAが30°以下の領域では引張応力となることを確認した。さらに、引張あて材部では、G繊維の発達程度と繊維方向の引張の表面応力との間に高い相関関係があることを見いだした。

以上の結果は、圧縮あて材部における繊維方向の圧縮応力の発生機構については、"Lignin Swelling Hypothesis"による説明が有効であり、一方、引張あて材部および正常材部における引張応力の発生機構の説明については、"Cellulose Tension Hypothesis"が有効であることを示している。

さらに彼らは、上述の2仮説を折衷することにより得られた仮説(統一仮説)を、Barber

•Meylanの平板状細胞壁モデルに適用して理論的な考察を行なった。その結果、実測される成長応力とMFAとの関係を、あて材部をも含む広い範囲にわたって定性的に説明できることを示した(Okuyama et. al. 1986)。

Archer(1987, 1989)およびFournier et. al. (1989)は、細胞モデルに統一仮説の考え方を無条件に取り入れ、細胞壁に発生する成長応力の発生過程を理論的に計算した。その結果彼らは、MFAなどのパラメータの値を適当に仮定すれば、実測結果を説明できることを示している。

以上により、統一仮説は、正常材部を中心に圧縮および引張あて材部までの広範囲にわたって、成長応力に係る現象を統一的に説明する仮説として、現在最も有力な仮説となっている。しかし、細胞壁成熟過程でCMFに生じる引張応力の発生を直接に裏付ける実験結果は提出されていないし、またリグニン沈着によるマトリックス部分の不可逆的膨潤についても同様であるなど、未解決な問題点は決して少なくない。

第2章 表面成長応力の測定方法

2.1 はじめに

傾斜して成育する樹幹にはしばしば“あて材”が形成される。後述するように、あて材細胞壁に発生する特異な成長応力は、さまざまな組織・構造因子に制御されている。したがって、あて材部の表面成長応力と組織・構造的特徴との関係を正確な実測により比較・考察することは、細胞壁における成長応力の発生機構の解明にとって不可欠である。

傾斜樹幹内では、伸長・肥大成長に伴って樹幹内に重ね合された自重による曲げ応力分布が生じているために、表面応力の測定手順は鉛直に成育している樹幹のように単純ではない。すなわち、鉛直樹幹の成長応力を測定する場合、自重による内部応力は無視できるほど小さいが、あて材を含む樹幹のように傾斜した樹幹の場合では、自重による曲げ応力分布が伐倒により再配分され、樹幹の山側が凹に曲げられるような曲げ（スプリングバック）が生じ、これが表面応力測定の際の誤差となると考えられる。

自重増加によって生じる樹幹内応力分布を実測することは不可能であるが、伐倒の際のスプリングバックによる曲げモーメントは実測可能である。このことから、本章では、傾斜して成育する過程で樹幹内に重ね合わされる自重による曲げ応力分布を、伐倒したときのスプリングバック量から推定することを試みた。そしてスプリングバック量の実測値をもとに、あて材部の成長応力を正確に測定するための手順について考察した。

2.2 肥大成長に伴って傾斜樹幹内に重ね合わされる曲げ応力分布

2.2.1 曲げ応力の重ね合わせの考え方

樹木が地滑りなどによって傾斜した場合、傾斜樹幹の上側（山側）でから下側（谷側）に沿っての曲げ応力分布は、傾斜直後には、山側で最大の圧縮応力、谷側で最大の引張応力となるような直線状の分布を示す。ところが、傾斜したまま二次成長（肥大成長）が続く場合には、自重による樹幹内曲げ応力分布は材料力学でよく知られているような直線状分布にはならない。この場合には、肥大成長に伴う曲げ応力の重ね合わせを考慮して、その様子を論じなければならない。以下、自重による曲げ応力の肥大成長に伴う重ね合わせの考え方を述べる。

木部最外層におけるゲル状の形成層帯が次々と木化（すなわち弾性化）して積み重なって行くと、それに伴って自重増加による曲げ応力の増分が重ね合わされて行き、その結果として、樹幹内には、Fig. 2.6に示すような自重による曲げ応力分布が形成される。すなわち、十分な肥大成長の後には、曲げ応力の最大値は樹幹の内部に生じているものと思われ、樹幹表面では曲

げ応力の値は極めて小さいものと考えられる。以上のようにして形成される曲げ応力の分布を、樹幹のかわりに理想化されたモデルを例として、材料力学的近似のもとで計算した。さらに、傾斜樹幹を伐倒することにより自重による曲げモーメントを解放したときにモデルが示す挙動（スプリングバック現象）をもモデル的に解析した。

2.2.2 自重による樹幹内曲げひずみ分布の形成

肥大成長を続ける傾斜樹幹内部において、自重による曲げ応力分布の形成過程を解析するためのモデルの前提条件として、次の仮定をおく。

(a) 曲げ応力の影響だけを明確にする必要がある。そこで、傾斜樹幹のモデルとしては、水平な直円錐状片持はりを用いた (Fig. 2.1)。解析の初期状態として、樹幹モデルの当初の支持端断面の半径を r_0 、有効長さを l_0 、密度を m とした。

(b) 肥大成長の過程を自重の増加と関連させて、二段階の過程に単純化する。すなわち、細胞分裂、細胞拡大、二次壁肥厚のあたりまでは第一段階であり、この段階では細胞壁は十分可塑的であり、力を伝達せず重量増加だけに寄与する。この段階の細胞層を以後ゲル状層と呼ぶ。ゲル状層の厚さ Δr は部位によらず一定とする。

そして、第二段階では、二次壁肥厚の終り頃から木化が進行するにつれて、細胞は弾性化し力を伝達する要素となる。この層を弾性層と呼ぶことにする。

樹木の肥大成長は上述の二つの過程のくり返しによって進行し、その結果、樹幹内に自重による内部応力が形成される。

以上に示した仮定事項(a)、(b)を前提として解析を行う。解析にあたっては、自重によるはりのたわみは非常に小さいとし、その挙動には、はりせいに比して曲率半径が極めて大きい場合の曲がりはりの理論が適用できるとする。

1 第一弾性層形成途上での、はりの支持端部における曲げモーメント M_1 と曲げ曲率 q_1 との関係
x軸（水平軸）の原点をはりの弾性体部分の先端（自由端側）にとる（以後、“弾性部分の先端”ということにする）。また、x軸の正方向を自由端から支持端へ向かう方向にとる (Fig. 2.1)。曲げモーメントの符号は、はりの上側が凸となる場合を正とする。

直円錐状片持はり（支持端断面半径と有効長さとの比が r_0/l_0 ）に厚さ Δr のゲル状層（やがて弾性化する）が付着したとき、弾性部分の先端から中心線に沿ってxの距離（ただしxははりの有効長さをこえない）における曲げモーメント $M(x)$ は、

$$M(x) = -\frac{1}{12} \pi m \left[\frac{r_0}{l_0} \right]^2 x^4 - \frac{1}{3} \pi m \left[\frac{r_0}{l_0} \right] x^3 \Delta r \quad (2.1)$$

となる。ただし、 Δr は十分に小さく、その高次項は無視できると仮定した。

初期状態におけるはりの支持端の断面（円形）の半径を r_0 、はりの有効長さを l_0 、密度を m とする。はりの表面に厚さ Δr 、密度 m の薄いゲル状層が付加されている状態を考える (Fig. 2.1.)。仮定(b)により、当初はこの層は曲げ応力を受け持たないが、弾性化してさらに次の Δr が付加されるときに初めて応力を受け持つ。すると(2.1)の $x \rightarrow x=l_0$ （はりの有効長さ）を代入して、

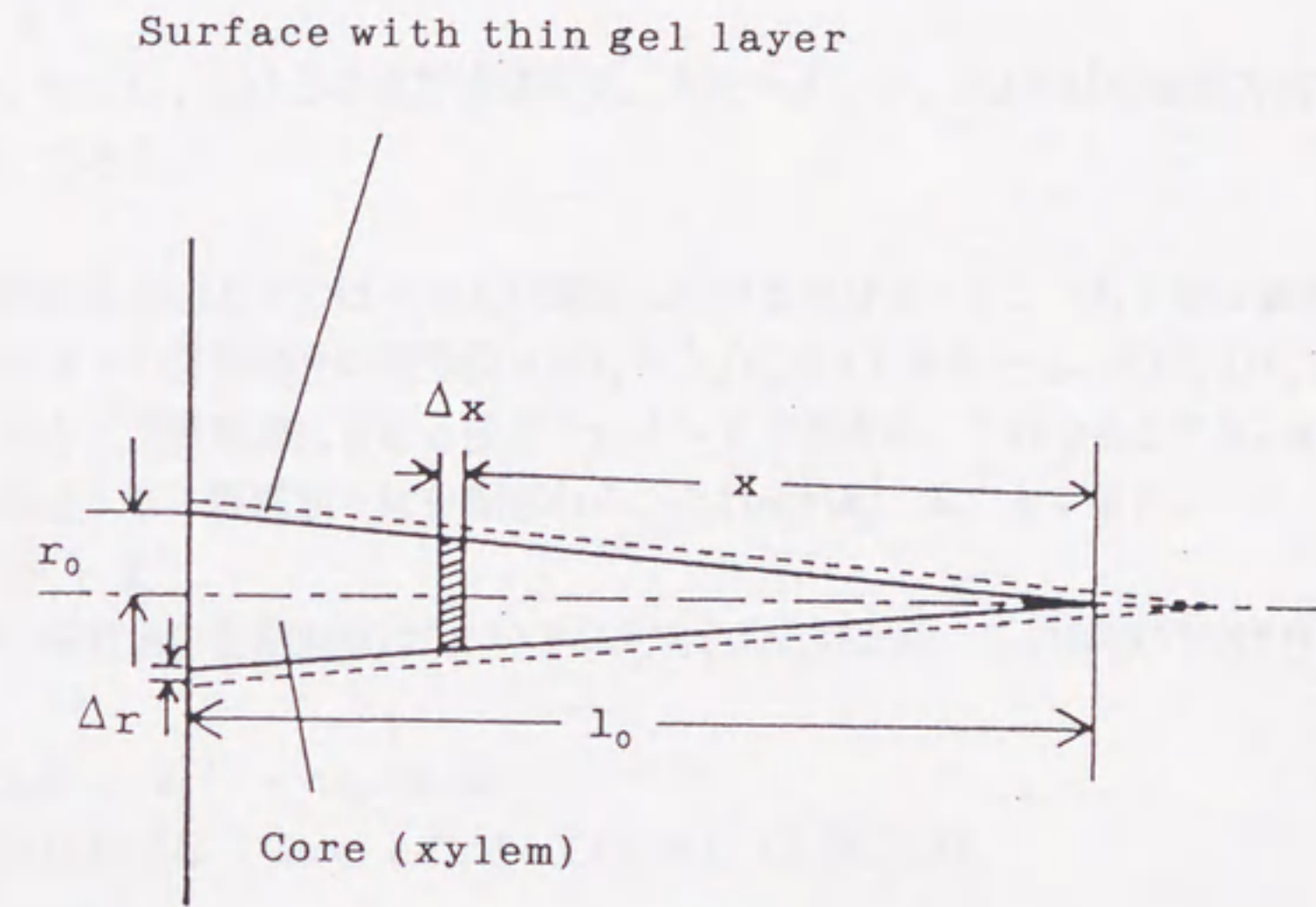


Fig.2.1. Schematic model of a conical cantilever covered with a thin gel layer
(In the state of forming the first growth layer) .

$$M(l_0) (=M_1 \text{とする}) = -\frac{1}{12}\pi m r_0 l_0^2 (r_0 + 4\Delta r)$$

を得る。曲げモーメント M_1 は、はりの弾性部分（この場合は芯）によって受け持たれる。芯の初期曲率は0であり、はりの支持端部の曲げ曲率を q_1 とすると、

$$q_1 = \frac{M_1}{E I_c} \quad (2.2)$$

が成り立つ。ただし、 I_c は芯の支持端部断面二次モーメント、 E は生材の繊維方向縦弾性係数（ヤング率）である。

2 第二弾性層形成途上でのはりの支持端部における曲げモーメント M_2 と曲げ曲率 q_2 との関係
この場合のはりの弾性部分の有効長さは $l_0 + (l_0/r_0)\Delta r$ であるから、式(2.1)における x にこの値を代入すると、支持端部における曲げモーメントが求まる。これを M_2 とする。 M_2 ははりの弾性部分である芯と、第一弾性層とに分配される。それぞれ M_2^c 、 $M_2^{(1)}$ とすると、

$$M_2 = M_2^c + M_2^{(1)} \quad (2.3a)$$

である。第一弾性層の初期曲率は(2.2)で与えられた q_1 だから、この時点ではりの曲率を q_2 とすると、

$$M_2^c = q_2 E I_c, \quad M_2^{(1)} = (q_2 - q_1) E I_1 \quad (2.3b)$$

が成り立たなければならない。したがって(2.3a)、(2.3b)より、

$$q_2 = \frac{M_2}{E(I_c + I_1)} + \frac{I_1}{I_c + I_1} q_1 \quad (2.4)$$

3 第三弾性層形成途上でのはりの支持端部における曲げモーメント M_3 と曲げ曲率 q_3 との関係
(Fig. 2.2)

以上と同様な計算により、

$$M_3 = M_3^c + M_3^{(1)} + M_3^{(2)}$$

$$M_3^c = q_3 E I_c, \quad M_3^{(1)} = (q_3 - q_1) E I_1, \quad M_3^{(2)} = (q_3 - q_2) E I_2$$

であることに注意して、この時点での曲げ曲率 q_3 を計算すると、

$$q_3 = \frac{M_3}{E(I_c + I_1 + I_2)} + \frac{I_1}{I_c + I_1 + I_2} q_1$$

$$+ \frac{I_2}{I_c + I_1 + I_2} q_2 \quad (2.5)$$

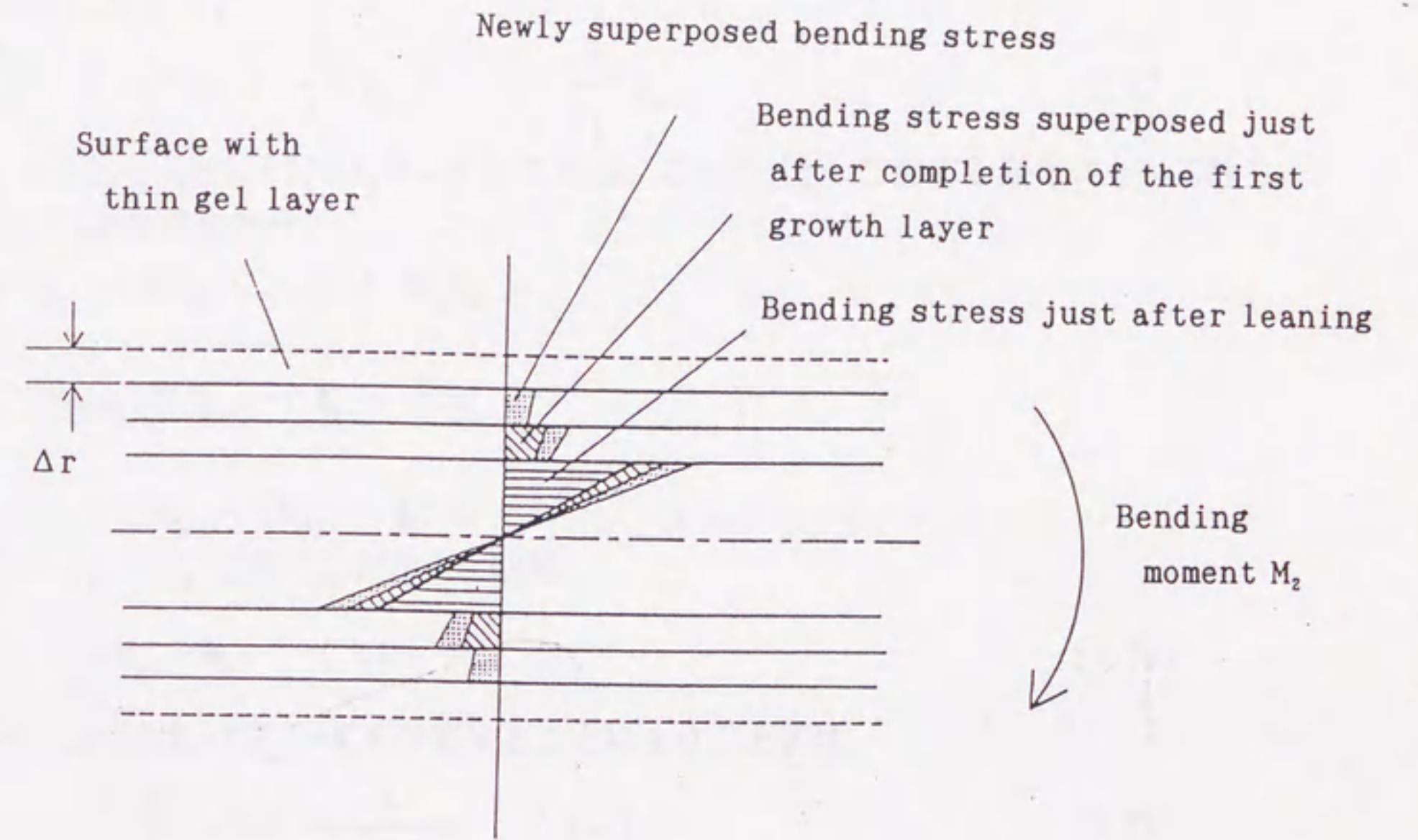


Fig.2.2. The superposition of the bending stresses generated by the weight increase.

4 第k+1弾性層形成途上でのはりの支持端部における曲げモーメント M_{k+1} と曲げ曲率 q_{k+1} との関係

この場合のはりの弾性部分の有効長さは $l_0 + k(l_0/r_0)\Delta r$ である。この値を(2.1)のxに代入したものを M_{k+1} とする。芯および各弾性層の初期曲率 $0, q_1, q_2, \dots, q_k$ と M_{k+1} との間に、支持端部曲率を q_{k+1} として、

$$q_{k+1} = \frac{M_{k+1}}{EJ_k} + \frac{I_1}{J_k} q_1 + \frac{I_2}{J_k} q_2 + \dots + \frac{I_k}{J_k} q_k \quad (2.6)$$

が成り立つ。ただし、 $J_k = I_c + I_1 + I_2 + \dots + I_k$ である。これを $\{q_n\}$ に関する漸化式として解くために、次のような変形を行う。

$$EJ_k q_{k+1} = M_{k+1} + EI_1 q_1 + \dots + EI_k q_k$$

したがって、

$$EJ_k q_{k+1} - EJ_{k-1} q_k = M_{k+1} - M_k + EI_k q_k$$

すなわち、

$$J_k q_{k+1} - (J_{k-1} + I_k) q_k = (M_{k+1} - M_k)/E$$

ここで、 $J_{k-1} + I_k = J_k$ は明らかだから、結局、

$$q_{k+1} - q_k = \frac{1}{EJ_k} (M_{k+1} - M_k) \quad (k \geq 1) \quad (2.7a)$$

を得る。(2.1)にもとづいて $M_{k+1} - M_k$ を計算することにより、上式は、

$$q_{k+1} - q_k = -\frac{4}{3} \frac{m}{E} \left[\frac{l_0}{r_0} \right]^2 \frac{\Delta r}{r_0 + k\Delta r} \quad (k \geq 1) \quad (2.7b)$$

と変形される。ただし、以下の積分計算に無関係となる項は無視した。

そこで(2.7b)について $k=1$ から $k=n$ までの総和をとり、 $\Delta r = R/n$ として $n \rightarrow \infty$ の極限をとる。

ここでRは肥大成長層の厚さを表す。すなわち、区分別積法により(2.7b)を解くと、

$$\begin{aligned} \lim_{n \rightarrow \infty} (q_{n+1} - q_1) &= -\frac{4m}{3E} \left[\frac{l_0}{r_0} \right]^2 \int_0^R \frac{1}{r_0 + x} dx \\ &= -\frac{4m}{3E} \left[\frac{l_0}{r_0} \right]^2 \ln \frac{r_0 + R}{r_0} \end{aligned} \quad (2.8)$$

を得る。

ここで、 $\lim_{n \rightarrow \infty} q_{n+1} = q(R)$ とおく。また、

$$\lim_{n \rightarrow \infty} q_1 = -\frac{1}{3} \frac{m}{E} \left[\frac{l_0}{r_0} \right]^2$$

は明らかである。したがって、

$$q(R) = -\frac{m}{3E} \left[\frac{l_0}{r_0} \right]^2 - \frac{4m}{3E} \left[\frac{l_0}{r_0} \right]^2 \ln \frac{r_0 + R}{r_0} \quad (2.9)$$

これは肥大成長量がRに達したときの支持端部曲率である。

5 支持端部断面での自重による曲げひずみ分布

支持端部断面の最上端と最下端とを結ぶ直径に沿っての曲げひずみの分布を考える。

(a) 肥大成長部分について

はりの中立面から鉛直下方に測った距離を y とおく。肥大成長量が R であったとき、中心から半径 r_0+r のところを通る薄層について考える。この薄層の初期曲率は $q(r)$ であり、現時点での曲げ曲率は $q(R)$ であるから、薄層内において鉛直方向の曲げひずみ分布を $\varepsilon(r, y)$ は、はりせいに比べて曲率半径の大きい曲がりはりの理論により、

$$\varepsilon(r, y) = (q(R) - q(r))y \quad (2.10)$$

となる。そこで各薄層の最上端（空側）および最下端（地面側）における垂直ひずみを(2.9)、(2.10)によって計算し、その結果をはりの中心から薄層までの距離 r_0+r の関数として表す。さらにその結果を中立面から鉛直下方へ測った距離 y で表すために、適当な変数変換を行ない、 $-r_0-R < y < -r_0$ 、 $r_0 < y < r_0+R$ として、

$$\varepsilon(y) = \frac{4m}{3E} \left[\frac{l_0}{r_0} \right]^2 y \ln \frac{y}{r_0+R} \quad (2.11)$$

を得る。(2.11)は肥大成長量が R であったときの、支持端部断面の最上端と最下端とを結ぶ直径に沿っての曲げひずみの分布を与える。

(b) 芯について

初期曲率は0、曲げ曲率は $q(R)$ である。したがって、

$-r_0 < y < r_0$ として、

$$\begin{aligned} \varepsilon(y) &= q(R)y \\ &= \left[-\frac{m}{3E} \left[\frac{l_0}{r_0} \right]^2 - \frac{4m}{3E} \left[\frac{l_0}{r_0} \right]^2 \ln \frac{r_0+R}{r_0} \right] y \end{aligned} \quad (2.12)$$

である。(2.11)、(2.12)は肥大成長量が R であったときの、支持端部断面の最上端と最下端とを結ぶ直径に沿っての曲げひずみ分布を与える。

2.2.3. スプリングバックモーメント

第 $k+1$ 弾性層形成途上ではりを伐倒し、支持端部曲率が q_{k+1}' に変化したとする。伐倒後の支持端部での曲げモーメントが0となることに注意して q_{k+1}' について解くと、

$$q_{k+1}' = \frac{I_1}{J_k} q_1 + \frac{I_2}{J_k} q_2 + \dots + \frac{I_k}{J_k} q_k \quad (2.13)$$

(2.6)と(2.13)とを辺々減ざると、

$$q_{k+1}' - q_{k+1} = - \frac{M_{k+1}}{EJ_k}$$

$k=n$ 、 $\Delta r=R/n$ として $n \rightarrow \infty$ の極限をとる。ここで、

$$\lim_{n \rightarrow \infty} q_{n+1}' = q'(R), \quad \lim_{n \rightarrow \infty} q_{n+1} = q(R)$$

とすると、

$$q'(R) - q(R) = \frac{m}{3E} \left[\frac{l_0}{r_0} \right]^2 \quad (2.14)$$

したがって、スプリングバックによるひずみ分布 $\varepsilon_s(y)$ は、

$$\begin{aligned} \varepsilon_s(y) &= (q'(R) - q(R))y \\ &= \frac{m}{3E} \left[\frac{l_0}{r_0} \right]^2 y \\ &= \frac{1}{12} \pi m \left[\frac{l_0}{r_0} \right]^2 (r_0 + R)^4 y \\ &= \frac{\pi}{4} (r_0 + R)^4 E y \end{aligned} \quad (2.15)$$

となる。(2.15)の分母は半径 $r_0 + R$ の円の断面二次モーメント、分子は支持端断面の半径が $r_0 + R$ でスパン $l_0 + (l_0/r_0)R$ の水平な直円錐状片持ちりの支持端での曲げモーメントと絶対値が等しく、符号が逆の量である。

2.2.4. 実測値による樹幹内曲げひずみ分布の推定

スプリングバック現象は軸方向にも生じると考えられるから、スプリングバックひずみ ε_s は曲げによる成分 S_b と軸力成分 T とに分離される。ただし、軸力成分 T ははりの断面に様に生じるものである。

$$\begin{aligned} S_b &= \frac{M'}{EI} y, \quad \varepsilon_s = S_b + T \quad \text{より} \\ \varepsilon_s &= \frac{M'}{EI} y + T \end{aligned} \quad (2.16)$$

樹幹の最も下側と上側での ε_s および y の値をそれぞれ ε_s^+ 、 ε_s^- および y^+ 、 y^- とすれば(2.16)より、

$$\varepsilon_s^+ - \varepsilon_s^- = \frac{M'}{EI} (y^+ - y^-)$$

本研究で用いたヒノキの実測値 ($\varepsilon_s^+ = 0.022\%$ 、 $\varepsilon_s^- = -0.0118\%$ 、 $y^+ = 6.5\text{cm}$ 、 $y^- = -6.5\text{cm}$)により、

$$M'/EI = 26 \times 10^{-6} \text{ cm}^{-1} \quad (2.17)$$

したがって、 $T = 0.005\%$ である。

ここで本文中で与えた E 、 I の値をもとに、(2.17)より、

$$M' = 2.67 \times 10^2 \text{ N}\cdot\text{m}$$

を得る。これと(2.15)の分子より、形状係数として $(l_0/r_0)^2$ の値が決定される。したがって、樹

幹内曲げひずみ分布は、(2.11)、(2.12)より、

$$-6.5 < y < -r_0, r_0 < y < 6.5 \text{ では} \\ \varepsilon(y) = 1.038 \times 10^{-4} y (\ln |y| - 1.872) \quad (2.18)$$

となり r_0 には直接には依存しない。 $-r_0 < y < r_0$ では r_0 に依存し、(2.12) で与えられるような直線分布となる。 r_0 の値を実測することはできないが、実際には極めて小さいと思われ、 $r_0 \rightarrow 0$ の極限では随における曲げひずみは 0 となる。

2. 3 実験方法

2.3.1 供試樹木

傾斜して成育し、根曲がりをも有していたヒノキ (*Chamaecyparis obtusa* Endl. 17年生、胸高直径 12cm) を供試樹木として用いた。なお測定は12月初旬に行なった。

2.3.2 表面成長応力解放ひずみ測定法

ひずみゲージ法 (Kikata et al. 1972, Okuyama et al. 1981) により、表面応力解放ひずみを測定した。供試樹木の地上高 3m まで、高さに沿って等間隔に 10箇所測定位置 (測定ディスク) を定めた。各測定ディスク毎に円周状に等間隔に約 10点づつ解放ひずみ測定点を設けた。いずれの測定ディスクも Fig. 2.3 に示すように、地上高に沿って一つおきに、立木の状態で応力解放を行うもの (●) と、伐倒によるスプリングバックひずみを測定してから水平な地面に横たえ表面応力解放ひずみを測定するもの (○) とに振り分けた。

立木の状態でひずみゲージ周辺に切れ込みを入れることによる端部効果に注意し、隣り合う測定ディスクどうしの間隔は、直径の 2 倍以上をとった (Wilhelmy・Kubler 1973, Chen・Kubler 1974)。

2. 4 結果と考察

2.4.1 地上高に沿っての表面応力解放ひずみの分布

Fig. 2.4(a)、(b) に山側および谷側に沿っての表面解放ひずみの地上高分布を示す。立木状態で表面応力を解放して得られた解放ひずみ ε_1 を記号 ● で、伐倒後に表面に切り込みを入れて得られた解放ひずみ ε_2 を Δ で示す。

通常、実験室ではすでに伐倒後の丸太の状態での応力解放が行われるために、表面応力解放ひずみは ε_2 として得られる。しかし、伐倒することにより樹幹にスプリングバックによる曲げが生じる。スプリングバックによって樹幹表面の各測定点に生じる曲げひずみを ε_s とすると、これは ε_2 に含まれている。したがって、 ε_2 から ε_s の影響を取り除けば、より真の成長応力解放ひずみに近いものが得られると考えられる。すなわち、両者の和 $\varepsilon_c = \varepsilon_2 + \varepsilon_s$ は成長応力解放ひず

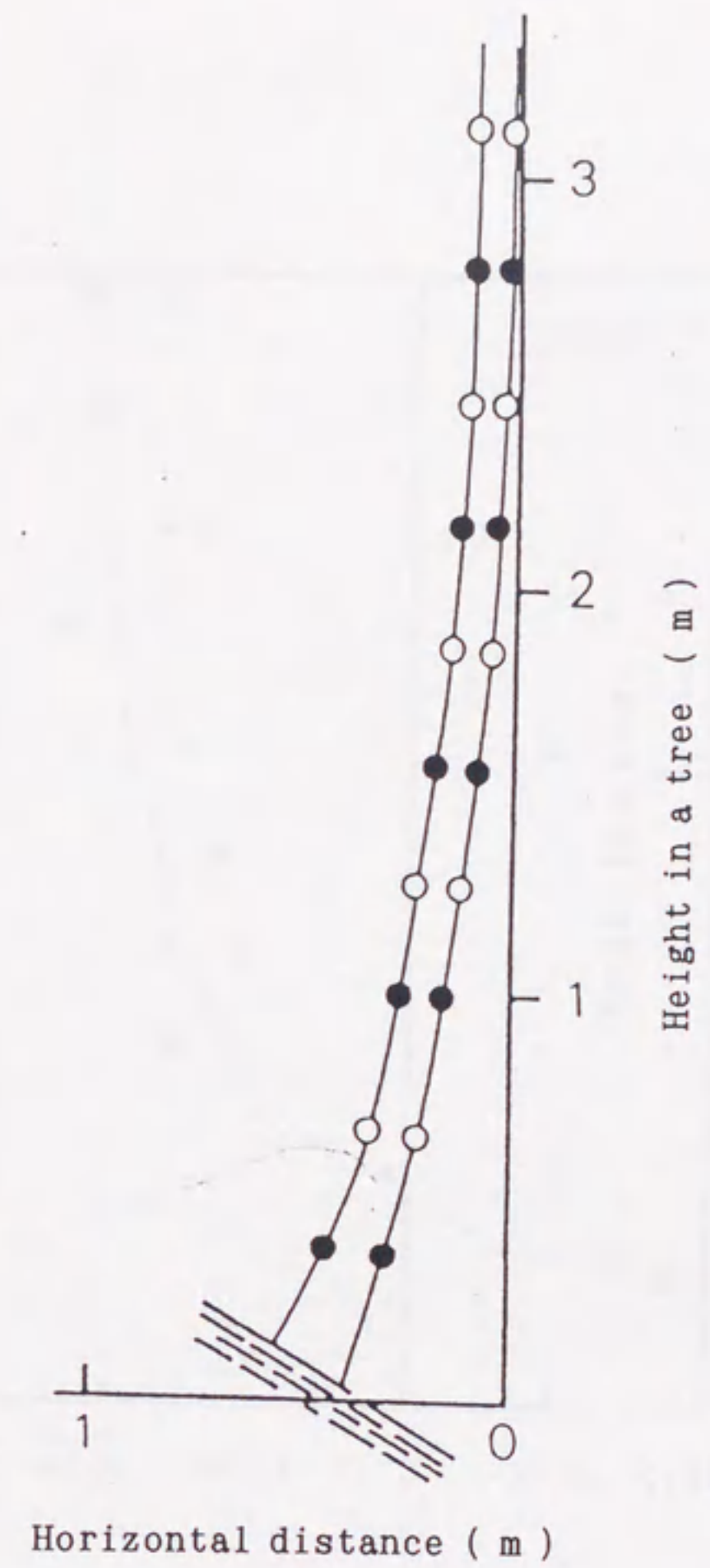


Fig.2.3. Form of a material tree (hinoki), and measuring stations on the tree.

Legend: 1) Measuring stations.

●:Released strain in a standing tree.

○:Springing-back strain and released strain after felling.

2) Dimensions.

B.H.D.: 12 cm.

Tree height: 9.3 m.

Age: 17yr.

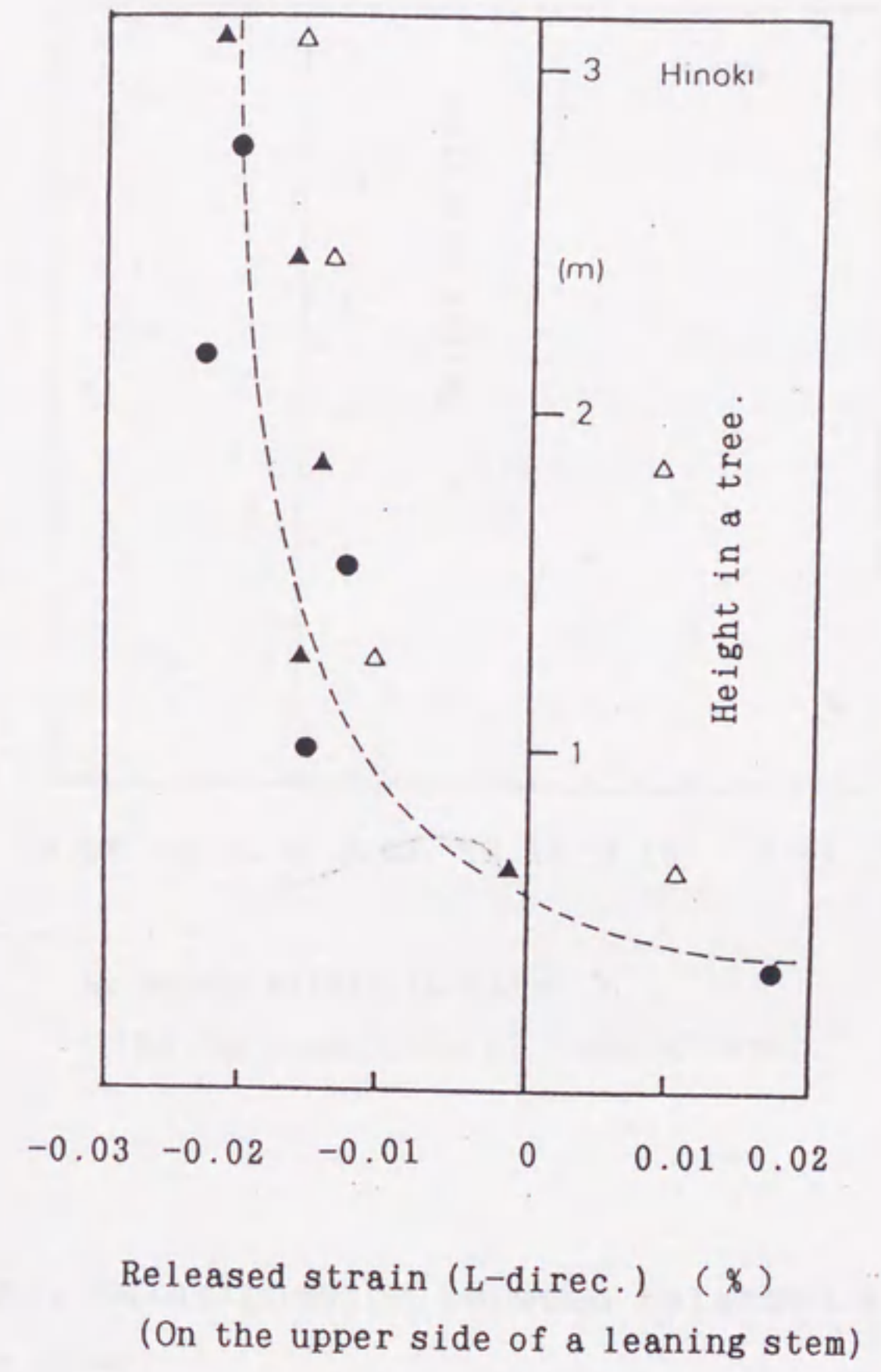
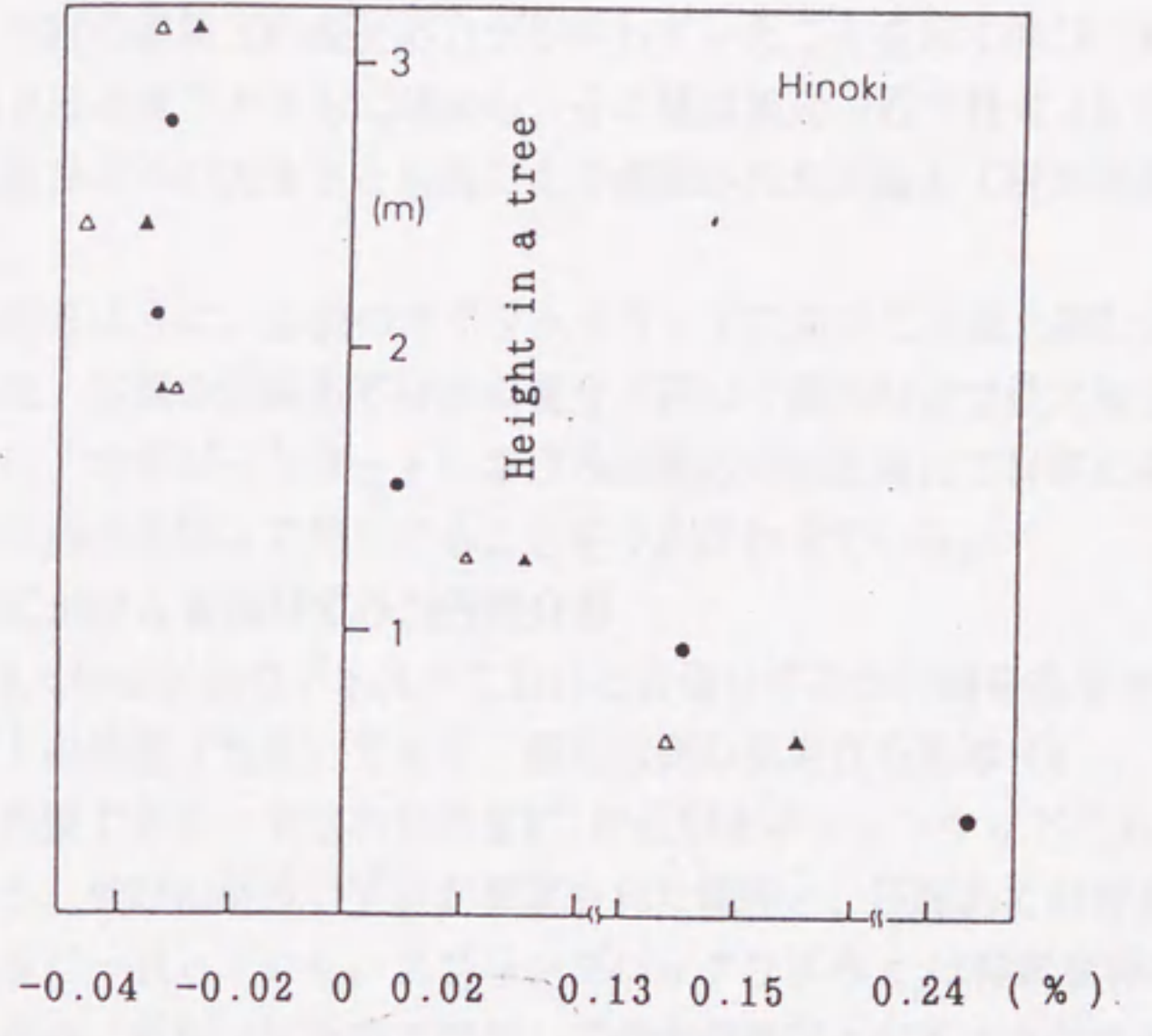


Fig.2.4(a). Relationships between released strains and height in a tree.

Legend: \bullet ; Released strain in a standing tree, ϵ_1 .
 \triangle ; Released strain in a felled tree, ϵ_2 .
 \blacktriangle ; Corrected value of the above with springing-back strain, $\epsilon_c (= \epsilon_2 + \epsilon_3)$



Released strain (L-direc.)
(On the lower side of leaning stem).

Fig.2.4(b). Relationships between released strains and height in a tree.

Legend: See in Fig.2.2(a).

みの近似値となる。そしてこれは立木の状態で測定された表面応力解放ひずみに他ならない。図中の▲で ϵ_c を示す。Fig. 2. 4(a), (b)において、補正值 ϵ_c (▲) と立木での解放ひずみ ϵ_1 (●) とは、同一の傾向曲線上にあることがわかる。

樹幹の谷側では、圧縮の繊維方向表面応力が作用していたことを示す伸びの解放ひずみが、地上高1.5m以下で地上高の低下とともに増加し、その値は根元付近で最大(0.24%)となっていた。また伸びの解放ひずみの大きさと目視により確認された圧縮あて材の発達程度とは明らかな相関が見られた。

Fig. 2. 4(a)からわかるように、山側のオポジットウッドにおいても地上高0.5m以下で伸びの解放ひずみは測定され、谷側の圧縮あて材部の場合と同じく根元付近で最大値を示した。すなわち、同一地上高では、オポジットウッドにおける圧縮応力は圧縮あて材部に発生する強い圧縮応力と何らかのかかわりを持って発生することをうかがわせている。

2. 4. 2 根曲がり部分における表面ひずみの円周分布

Fig. 2. 5 に地上高0.64mの部位のディスクにおける表面ひずみの円周分布を示す。横軸は表面ひずみ測定点の円周上の位置(角度)であり、最も山側の測定点を基準(0°)として上から見て時計回りに測った角度である。すなわち角度 0° 付近がオポジットウッドであり、 180° 付近が圧縮あて材部である。伸びの解放ひずみが測定された範囲と、圧縮あて材特有の材色(褐色)を示した領域とは完全に一致していた。スプリングバックひずみ ϵ_s は傾斜樹幹の山側(オポジットウッド)で最大の縮み、谷側(圧縮あて材部)で最大の伸びとなるようなサインカーブ状の変化を示していた。また ϵ_s が伸びの最大値を示す位置では、圧縮あて材部の伸びの解放ひずみの値が最大となっており、そこでは ϵ_s の値は、成長応力解放ひずみの約1割の大きさとなっていた。

2. 4. 3 成長成長応力解放ひずみの測定精度に及ぼす樹幹内曲げ応力分布の影響

(a) 肥大成長に伴って樹幹内に形成される自重による曲げ応力(ひずみ)分布

樹幹が傾斜したまま二次成長を行う場合、自重増加に対応した曲げ応力の増分が、成長に伴って樹幹内部に重ね合されてゆく。その結果、自重による曲げ応力分布が樹幹内部に形成される。2. 2に詳しく述べたように、その過程をモデル的に考察した。それによれば、伐倒後のスプリングバックひずみの実測値から、スプリングバックによる曲げモーメントを計算し、それをを用いて伐倒前の(すなわち立木状態での)樹幹内の自重による曲げ応力分布を逆算することができる。

スプリングバック現象は幹軸方向にも生じ、スプリングバックひずみは「曲げ」による成分と軸力成分とに分離される。両者は樹幹の傾斜の上下でスプリングバックひずみを実測することにより、分離可能である。本研究で用いたヒノキの場合、軸力によるスプリングバックひずみは円周上に沿って伸びの一定値0.005%であった。

本研究で用いたヒノキの樹幹内部における曲げ応力(ひずみ)分布を推定するにあたって、

E: 繊維方向ヤング率(生材) 7.4GPa

I: 半径6.5cmの円形断面の断面二次モーメント

$$1.4 \times 10^3 \text{ cm}^4$$

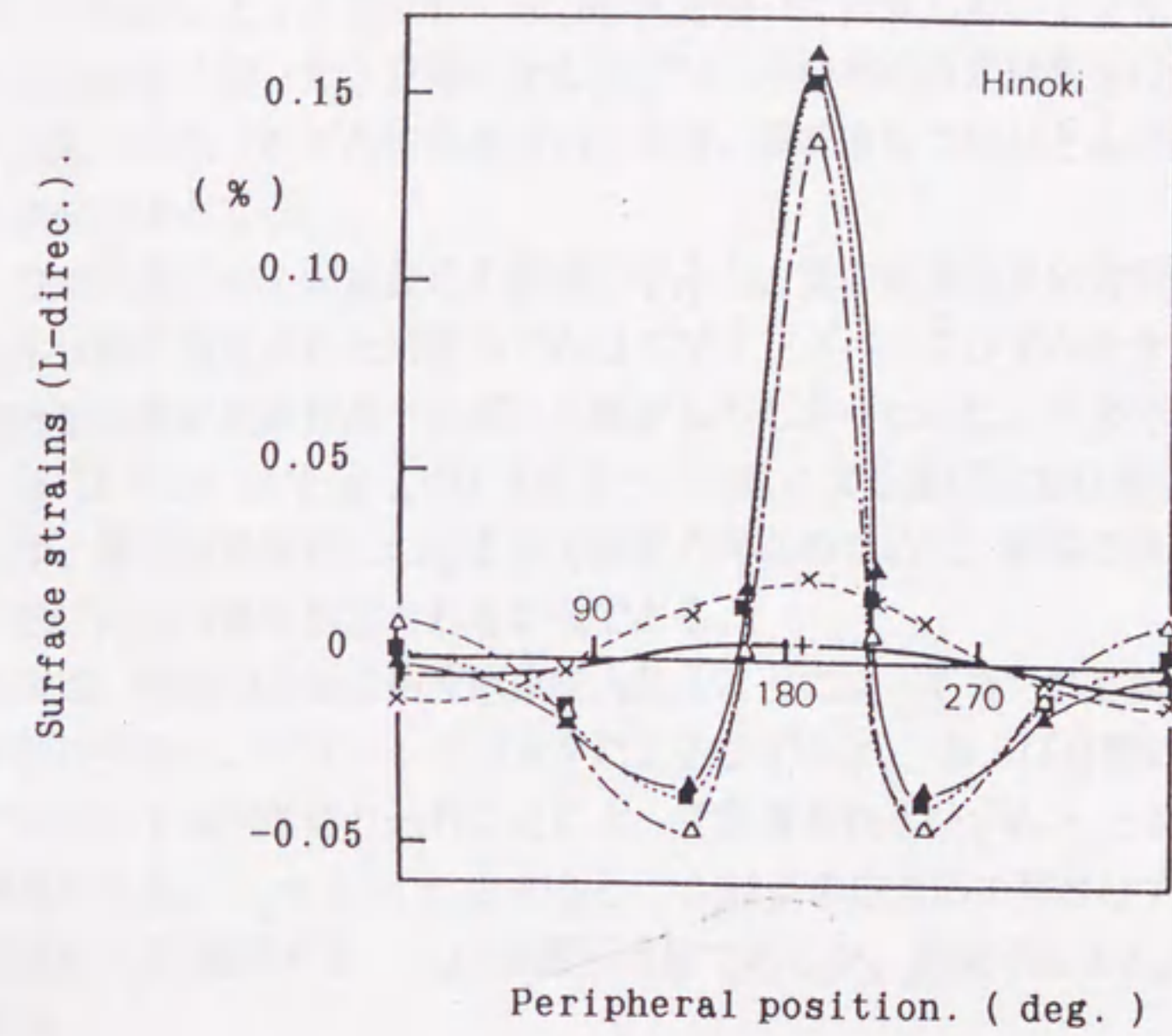


Fig.2.5. Peripheral distribution of surface strains (at a 67cm height from the ground).

- Legend: x; Springing-back strain, ϵ_s .
▲; Released strain corrected with springing-back strain, ϵ_c .
+; Annual increasing bending strain estimated from springing-back strain, ϵ_3 .
△; Released strain measured after felling, ϵ_2 .
■; Estimated value of released strain of growth stress, ϵ .

m : 密度 0.8 g/cm^3

支持端断面の直径: 13 cm

となる場合について考えてみる。

モデル解析によって得られた(2.18)式を用いて計算した、ヒノキ立木樹幹の最上端と最下端とを結ぶ直径に沿った、自重による曲げひずみ分布の推定結果をFig. 2.6に示す。それによると立木状態での曲げひずみの半径方向分布は、樹幹表面ではほとんど0であり、髄に向かって漸増する曲線分布となる。

(b) 立木状態での表面成長応力解放ひずみと、真の表面成長応力解放ひずみとの関係

立木状態で測定された解放ひずみはスプリングバックひずみを含まないが、自重による曲げ応力分布の樹幹表面付近での値をも解放してしまうために、その分だけ誤差を生じる。すなわち、(2.18)式およびFig. 2.6に示すように自重による曲げ応力は樹幹表面では0であると考えられるが、樹幹表面付近における応力勾配の存在のために、樹幹の表面を切り込むことにより、この曲げ応力は幾分解放されるからである。

伐倒後、樹幹の表面に切り込みを入れることによって得られる解放ひずみ ε_2 は、真の成長応力解放ひずみ ε 、スプリングバックによるひずみ ε_s 、および自重による曲げ応力分布を樹幹表面で深さ約1cm程度切り込むことによって解放されるひずみ ε_3 とからなり、 $\varepsilon = \varepsilon_2 + \varepsilon_s - \varepsilon_3$ の関係がある。 $\varepsilon_c = \varepsilon_2 + \varepsilon_s$ とすると、 ε_c は真の成長応力解放ひずみ ε の近似値であるが、その精度は ε_3 に依存する。 ε_3 は実測不可能であるが、実測可能な ε_s から理論的に推定することはできる。

ひずみゲージ(ゲージ長、8mm)を貼付したまわりを鋸を用いて切り込みを入れることによって解放される曲げひずみ ε_3 が、樹幹表面から5mmの深さでの曲げひずみの値に相当する(曲げひずみの樹幹表面付近での応力勾配を考えれば、これよりは大きくならないだろう)と仮定し、 ε_3 の円周分布を ε_s から推定することを試みた。

結果をFig. 2.5に記号(+)で図示する。 ε_3 は樹幹の最も上側で伸び、最も下側で縮みの最大値を示し、共に絶対値が0.005%(約 $50 \mu\text{strain}$)程度である。このように ε_3 は小さい。すなわち ε_c は真の成長応力解放ひずみに近い値であると言える。

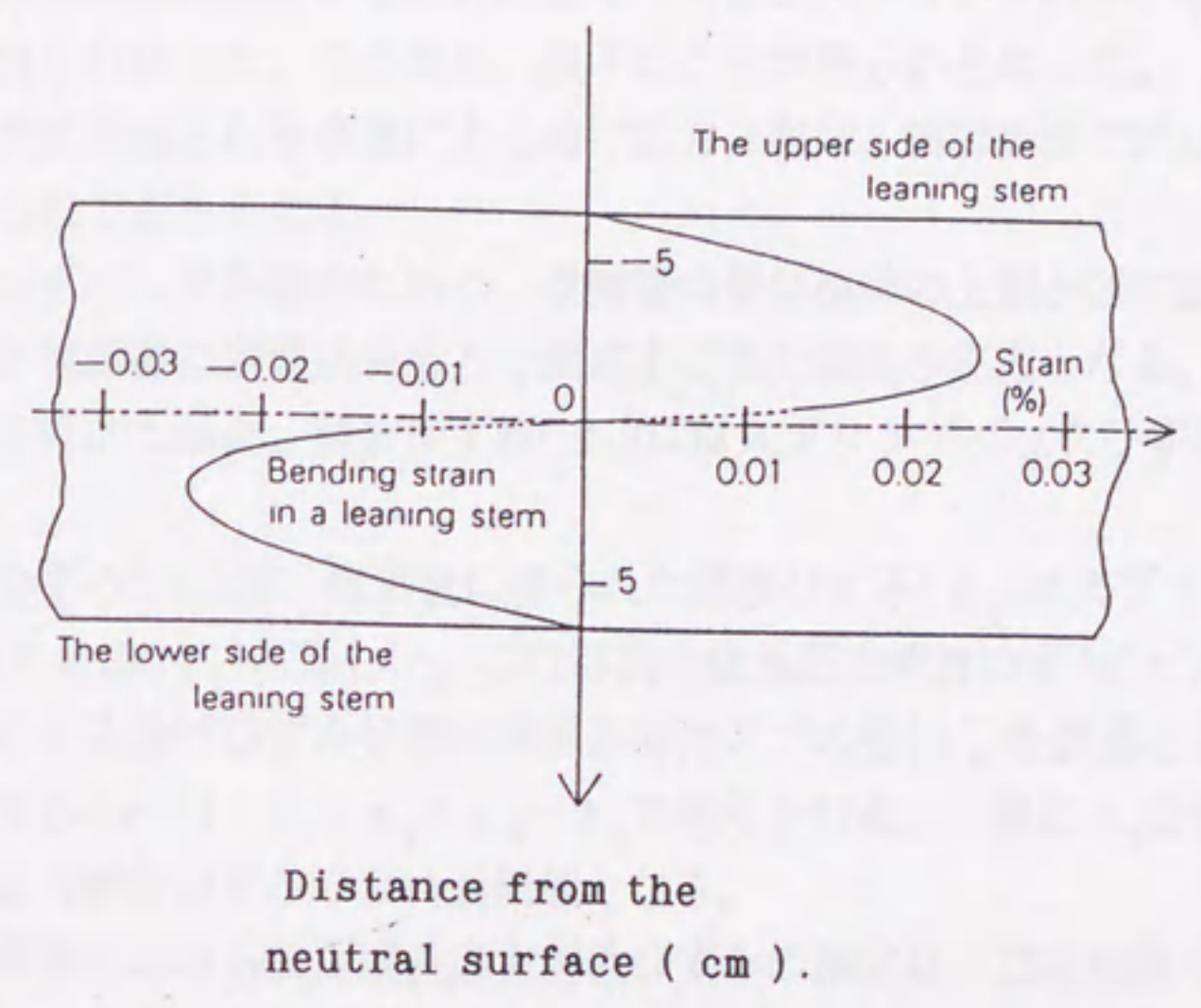


Fig.2.6. Internal distribution of bending strain in a standing tree.

2. 5 要約

傾斜して成育し、あて材を有する樹幹の表面成長応力を測定する際の問題点について検討した。そこで、成長に伴って樹幹内に蓄積されてゆく自重による曲げ応力の樹幹内分布、および伐倒により曲げ応力分布が再配分されることによって生じるスプリングバック挙動について、モデル解析による検討を行なった。その結果、以下のことが明らかとなった。

- ・成長に伴って樹幹内に形成される自重による曲げ応力分布は、樹幹表面ではほとんど0であるが、髓に近づくにつれて大きくなる。

- ・伐倒によるスプリングバック挙動のために、伐倒後の傾斜樹幹の上側が凹に曲げられるような曲げが生じ、これが伐倒後に表面成長応力を測定する際の誤差の主因となる。したがって、伐倒した状態で測定を行なう場合、解放ひずみ(ϵ_2)にはスプリングバックひずみ(ϵ_s)が誤差として含まれる。

- ・立木状態での解放ひずみ(ϵ_1)は、伐倒後に得られた解放ひずみ(ϵ_2)にスプリングバックひずみ(ϵ_s)を足し合わせたもの(ϵ_c)に等しい。これは真の成長応力解放ひずみ(ϵ)のよい近似値となっているが、自重による曲げひずみ分布の樹幹表面付近での値(ϵ_3)を誤差として含む。真の表面成長応力解放ひずみ(ϵ)は、 $\epsilon = \epsilon_2 + \epsilon_s - \epsilon_3$ で与えられる。一般に ϵ_3 は僅少であるため、 $\epsilon_2 + \epsilon_s = \epsilon_c$ は成長応力解放ひずみのよい近似値となる。

以上により、傾斜樹幹における表面成長応力解放ひずみの測定は、立木状態で表面応力を解放することによって行なうか、もしくは、伐倒によるスプリングバックひずみの測定値と、伐倒後の樹幹における表面応力解放ひずみの測定値とを足し合わせることによって行なえばよい。さらに精度高い測定が必要な場合には、スプリングバックモーメントの実測値をもとに、自重による曲げ応力分布(ϵ_3)を推定することによって、補正を行わなければならない。

以後の章での表面成長応力の測定は、本章で得られた結論をふまえて行なわれた。

第3章 圧縮あて材部の成長応力と解剖学的特徴および理化学的性質との関係

3.1 はじめに

第1章で述べたように、樹木細胞壁の成長応力発生機構を説明する有力な仮説として二つのものが互いに独立に提示されている。一つは“Lignin Swelling Hypothesis (Boyd 1972)”，もう一つは“Cellulose Tension Hypothesis (Bamber 1978, 1987)”である。

細胞壁に発生する成長応力の発生原因を、細胞モデルを用いて理論的に説明する試みが二、三の研究者によって重ねられている(第1章参照)(Okuyama et. al. 1986, Archer 1987, 1989, Fournier et. al. 1990)。彼らは実測される傾向をシミュレートするために、上述の2仮説を同時に採用している。細胞モデルには、成長応力の大きさや符号に影響を与える解剖学的・理化学的因子として、いくつかのパラメータが含まれている。したがって、モデル解析による結果を実証するためには、これらの因子と成長応力との関係を、実測に基づいて数値的に明らかにする必要がある。

あて材部では、解剖学的性質が正常材部とは著しく異なるとともに(Wardrop et. al. 1950, Yoshizawa et. al. 1987)、その成長応力も極めて特異なものとなっている(Okuyama et. al. 1983, 1986)。したがって、成長応力の大きさや符号に影響を与える解剖学的・理化学的因子を明らかにするには、あて材部に着目して両者の関係を実測することが合理的であると言えよう。このことに着目し、本章では、まず、圧縮あて材部に発生する繊維方向の圧縮応力の発生機構を明らかにするために、様々な発達段階にある針葉樹あて材部の解剖学的特徴と成長応力との関係を数値的に検討・整理した。そして、成長応力の大きさや符号に影響を及ぼす因子を明確にした。さらに、細胞壁における成長応力の発生原因を説明する従来の仮説の是非を、実測データに基づいて検討した。

3.2 実験方法

3.2.1 供試樹木

傾斜地に成育し根曲がりをもっていた18年生のヒノキ(*Chamaecyparis obtusa* Endl.)を用いた。供試樹木の外形をFig. 3.1に示す。なお、表面成長応力解放ひずみの測定は、12月初旬に行われた。

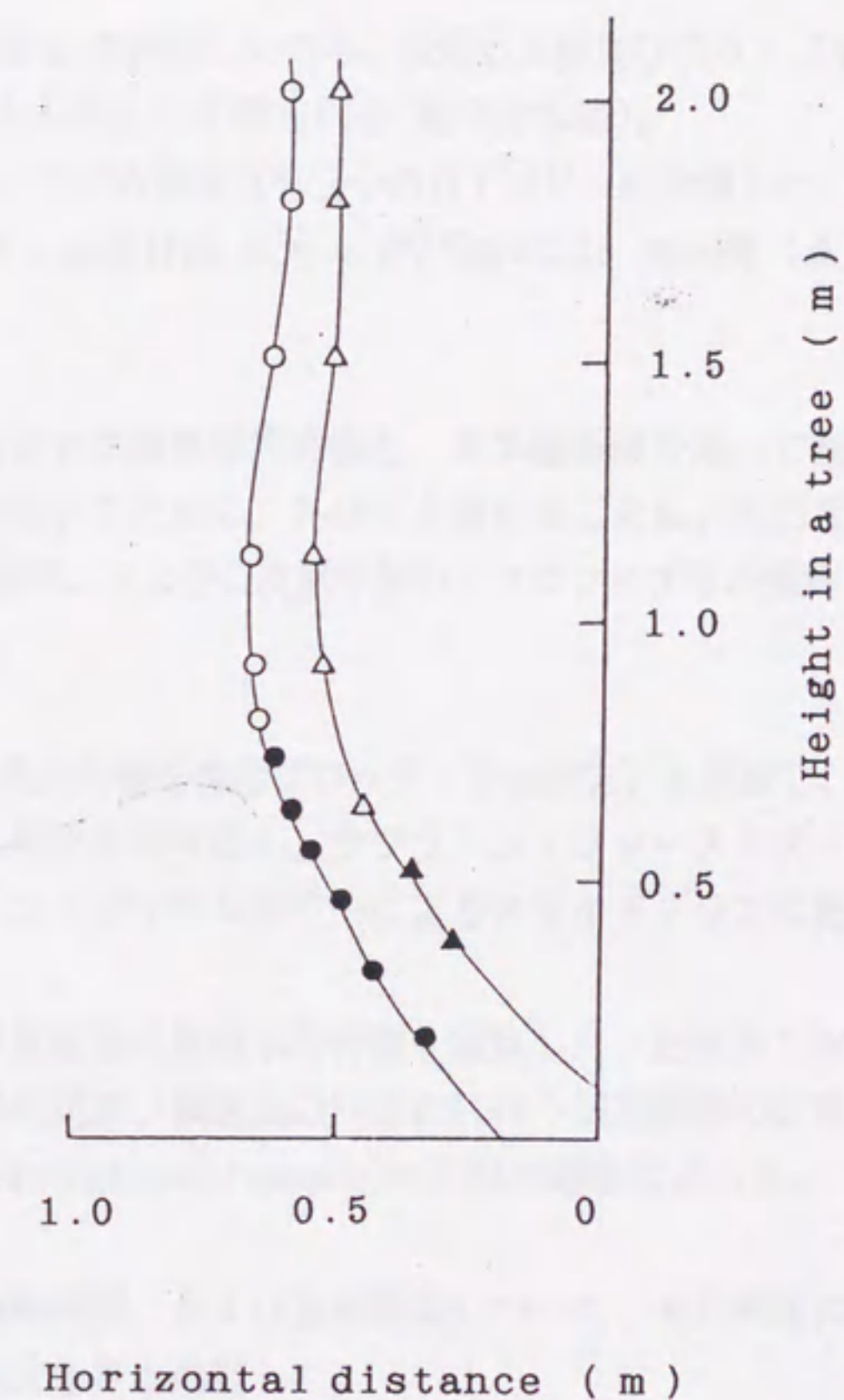


Fig. 3.1. Form and measuring points on a tree (hinoki).

Legend: Measuring points of the released strain.

1) Upper side of the leaning stem.

▲; Opposite wood.

Δ; Normal wood.

2) Lower side of the leaning stem.

●; Compression wood.

○; Normal wood.

Note: B.H.D.; 12 cm. Tree height; 1010 cm.

Age; 18 yr.

3.2.2 表面応力解放ひずみの測定

Fig. 3.1に示すように、傾斜の上側および下側に沿って地際部から地上高2mまで、木部表面に繊維方向ひずみ測定点を設定し、ひずみゲージ法により表面成長応力解放ひずみを測定した(Okuyama et. al. 1981)。

伐倒に伴うスプリングバックひずみ ε_s を測定したのち、表面応力解放ひずみ ε_2 を測定した。表面成長応力解放ひずみは ε_s と ε_2 との和として得られる(第2章参照)。

顕微鏡レベルでの観察に基づいて、ひずみ測定点を三つのカテゴリーに分類した。Fig. 3.1に示すように、圧縮あて材部(記号●)、正常材部(○)、及びOpposite wood部(▲)である。

3.2.3 解剖学的特性の観察・測定

各ひずみ測定点における最外年輪内での解剖学的特徴を、光学顕微鏡を用いて観察した。圧縮あて材の発達程度を解剖学的に表現するために、各ひずみ測定点ごとに、木口面における仮道管壁、細胞間隙、放射組織の断面積率、および二次壁中層のマイクロフィブリル傾角(MFA)を測定した。

(a) 顕微鏡プレパラートの作成

解放ひずみ測定後、各測定点より最外年輪を含むブロック(2cm四方)を採取し、10 μ m厚さの横断面および放射面マイクローム切片を切り出し、サフランニン・ファーストグリーンによる二重染色ののち、水溶性のグリセリン・ゼラチンゼリーによりスライドガラスに封入した。

(b) 圧縮あて材の同定

光学顕微鏡により、木口面および放射面の解剖学的特徴を観察した。圧縮あて材仮道管が形成されていることの確認は、細胞壁の肥厚、横断面の円形化に伴う細胞間隙の出現、および仮道管内こう面におけるラセン状のうね(helical fissure)の出現の観察によった。

(c) 木口面組織面積率の測定

最外年輪内で、仮道管細胞壁、細胞間隙、および放射組織について、木口断面における面積率を測定し、成長応力解放ひずみの大きさと比較した。

仮道管細胞壁面積率：

最外年輪内での、木口断面仮道管細胞壁面積率の放射方向変動を測定した。最外年輪内に面積率測定線を放射方向に4本設定した。互いに隣り合う測定線同士の間隔は、数百 μ m程度とした。放射方向への測定線に沿って、早材イニシャルから晩材ターミナルまで0.2~0.3mmごとに等間隔に面積率測定点を定めた。各測定点における面積率は、0.0256mm²の視野において細胞壁実質が占める比率として測定された。その後、各測定線ごとに最外年輪内での面積率の放射方向分布を単純平均した。

細胞間隙面積率：

仮道管細胞壁面積率と全く同様にして行なった。

放射組織面積率：

早材イニシャルにおいて、接線方向に数百 μ mごとに等間隔に8箇所測定点を定め、各測定点

ごとに 0.0256mm^2 の視野における放射組織面積率を測定し、それらを単純平均した。
以上の面積率測定には、名古屋大学農学部の生物画像解析装置、IBAS IIを用いた。

(d)マイクロフィブリル傾角 (MFA)

ヨウ素結晶沈着法(佐伯ら, 1989)により、MFAを測定した。最外年輪内に放射方向に数か点設けた細胞壁面積率測定点に相当する位置より、厚さ $20\mu\text{m}$ の接線面マイクローム切片を3~4枚採取した。各測定点ごとに、合計30個の仮道管を任意に選び、仮道管一本につき一個のMFAを測定し、得られた30個のMFAを単純平均した。その後、放射方向に数か所、等間隔に分布する平均MFAを単純平均し、成長応力解放ひずみと比較した。

3.2.4 繊維方向ヤング率の測定

最外年輪内での細胞壁面積率の放射方向分布の各測定点より、大きさがL-, T-, R-各方向に $10 \times 3 \times 0.1 \sim 0.15\text{mm}$ である板目切片を採取した。繊維方向ヤング率を生材状態で静的引張試験により測定した。試料への負荷は、5~8段階の重さの錘を死荷重として与えることを行ない、一方、負荷によるひずみの測定は、顕微鏡コンパレータを用いて各荷重ごとに試料上に設けた標点間の距離を読み取るによって行なった。得られた応力-ひずみプロットから、最小自乗法によって繊維方向ヤング率 E_L を計算した。さらに E_L を細胞壁面積率でわることによって細胞壁実質の繊維方向ヤング率とした。

繊維方向ヤング率の放射方向分布の年輪内での単純平均を、表面応力解放ひずみと比較した。

3.2.5 材色の測定

圧縮あて材組織が発達しているほど材色は暗くなる。そこで、解放ひずみの大きさと材色との関係を測定した。まず、表面応力解放ひずみ測定点と繊維方向に隣接するところから、大きさがL-, T-, R-各方向に $5 \times 2 \times 2\text{cm}$ のブロックを採取し、気乾の後に42メッシュの木粉とし、色測定用の試料とした。カラーコンピュータSIGMA80 (日本電色工業(株)製)を用いて、気乾状態における木粉の表面反射光を測定した。測色値をCIE-1976- $L^*a^*b^*$ 表色系 (JISZ-8729) により表した。それによれば、物体の色は、3つのパラメータ、 L^* (明度指数と呼ばれる)、 a^* (クロマネティクス指数と呼ばれる)、 b^* (同) で定量的に表される。ここでは、木粉の明度指数およびクロマネティクス指数を、標準白色板 ($L^*=97.5$, $a^*=0$, $b^*=0$) に対する相対値、 ΔL^* 、 Δa^* 、 Δb^* として表した。 ΔL^* の負の値が大きくなるほど材色は”暗さ”を増すことを表す。 Δa^* の正の値が大きくなるほど材色は”赤色度”を増し、一方、負の値が大きくなるほど”緑色度”が増す。 Δb^* の正の値は”黄色度”を、負の値は”青色度”を表している。さらに、 $\Delta E^* = ((\Delta L^*)^2 + (\Delta a^*)^2 + (\Delta b^*)^2)^{1/2}$ は色差を表す。

3.2.6 Klasonリグニン量の測定

解放ひずみ測定点に繊維方向に隣接した近傍より採取したブロック状試料より木粉 (粒径、42から60メッシュ) を調製した。Klason法によりKlasonリグニン量を定量した。Klason法は、

試料における非リグニン物質を72%硫酸によって分解・除去することにより、リグニンを不溶残渣として得る方法である。Klasonリグニン量と解放ひずみとを比較した。

3. 3 結果および考察

3.3.1 表面成長応力解放ひずみの地上高分布

Fig. 3. 2に、傾斜樹幹の上側および下側に沿っての、繊維方向表面成長応力解放ひずみの地上高分布を示す。傾斜樹幹の下側(●または○で示す)では、根曲がり最大となっていた地際付近で、伸びの解放ひずみが最大となっており、その大きさは0.4%にも達していた。地上高が高くなるにつれて伸びの解放ひずみは単調に減少し、地上高が0.8mのところでは解放ひずみは伸びから縮みへと、すなわち、符号が正から負へと転換した。それより上方(地上高0.9m以上)では、解放ひずみは-0.03%~-0.04%の縮みの一定値となっていた。

傾斜樹幹の上側(▲または△で示す)では、地上高が0.5mよりも低いところで、圧縮の繊維方向表面応力が生じていたことを示す伸びの解放ひずみが測定され、その大きさは最大で0.02%程度となっていた。

3.3.2 光学顕微鏡観察

樹幹の木口断面を肉眼により観察したところ、圧縮あて材の発達程度と伸びの解放ひずみの大きさとの間には明白な関係があることが認められた。

光学顕微鏡観察により、傾斜樹幹下側の地上高0.7m以下の部位(Fig. 3. 2において●で示す)に、典型的な圧縮あて材組織の形成が認められた。もちろんそこでは、繊維方向解放ひずみはすべて伸びとなっていた。

地際付近の最も地上高の低い3点(Fig. 3. 2において、番号1、2、3を付した点)では、仮道管内こう表面にhelical fissureが形成されていることが認められた。helical fissureは、伸びの解放ひずみが大きくなるほど発達していた。

傾斜樹幹の上側でも、伸びの解放ひずみが地上高0.5m以下で測定されたが、そこでは年輪幅は極めて小さく、またMFAは正常材部に比べ明らかに大きくなっていた(Fig. 3. 2において、番号4、5を付した点)。これらは、いわゆる"Opposite wood"である(Timell 1986c)。Opposite woodでは、圧縮あて材部と同様に繊維方向解放ひずみは伸びとなるが、その値は小さかった。

3.3.3 Klasonリグニン量

Fig. 3. 3に、Klasonリグニン量と解放ひずみとの関係を示す。正常材部に比べて、圧縮あて材部ではKlasonリグニン量はかなり高くなっており、伸びの解放ひずみが大きいところほど、Klasonリグニン量は高いという傾向が認められた。また、ここには示さないが、Klasonリグニン量とMFAとの間には、正の相関関係が認められた。圧縮あて材部では、両者の相関関係がとくに高くなっていた。このことは、圧縮の成長応力の発生機構に関するBoydの仮説、すなわ

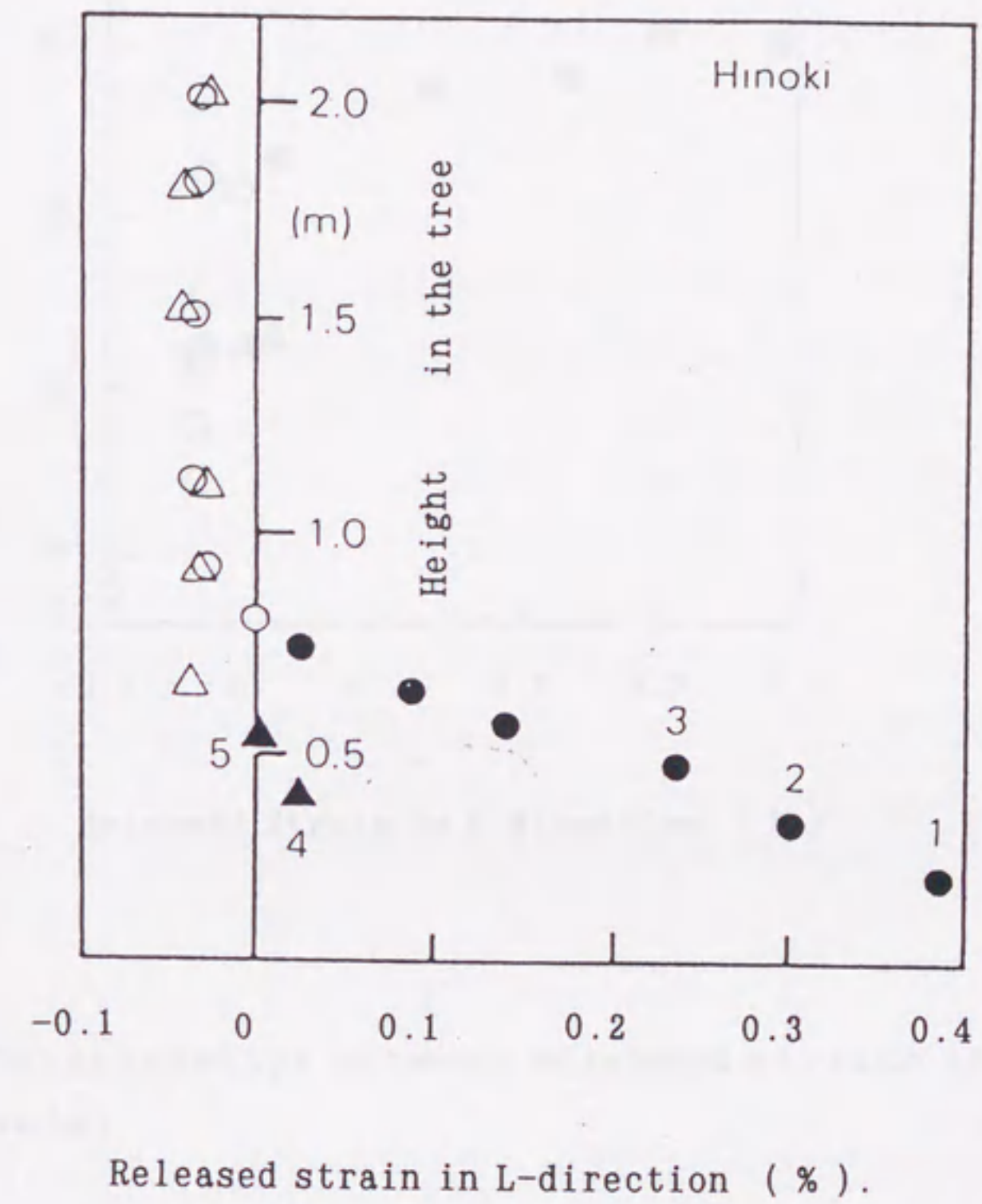


Fig.3.2. Relationships between released strains and height in the tree.

Legend: See in Fig.3.1.

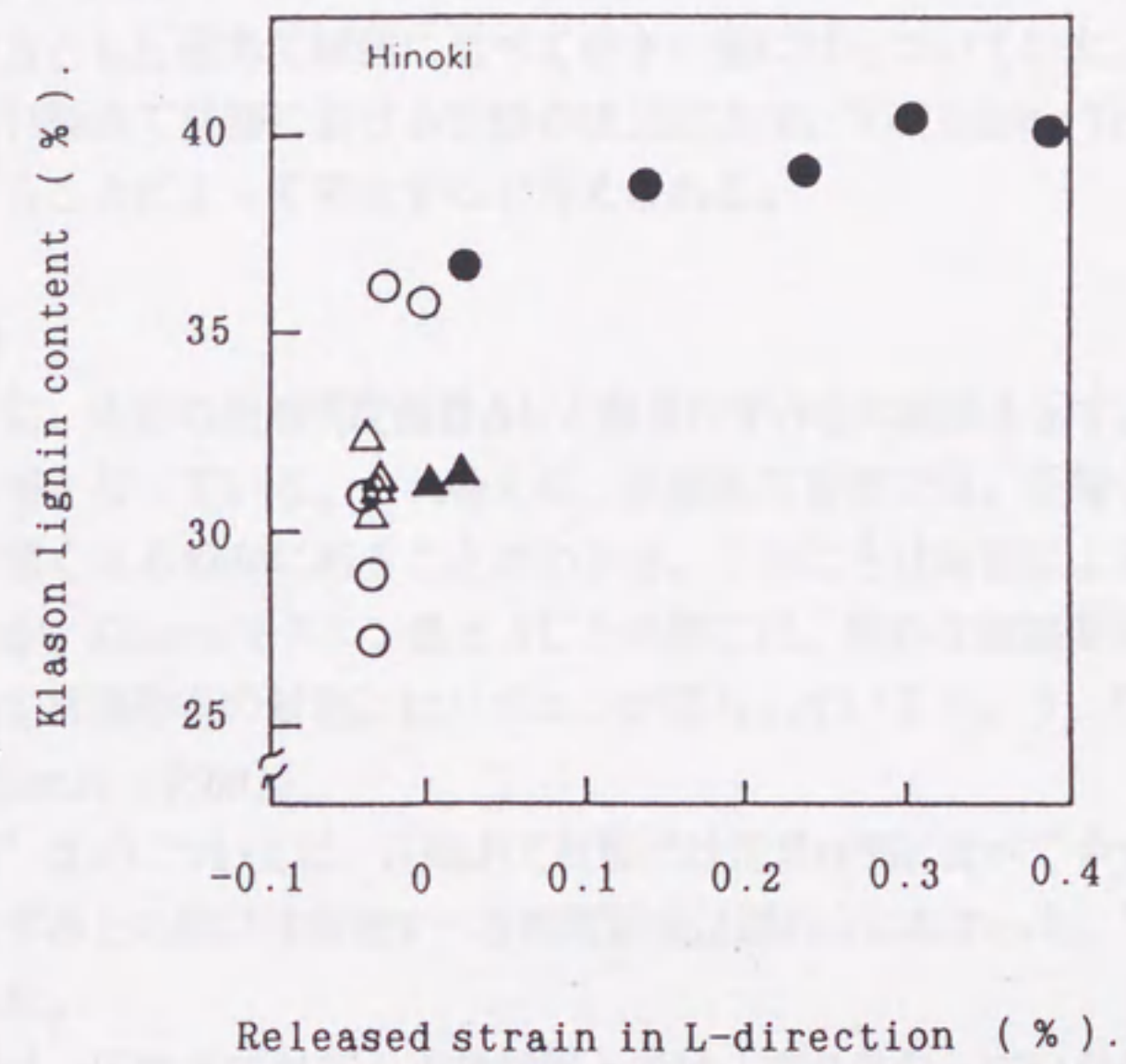


Fig.3.3. Relationships between released strains and Klason lignin contents.

Legend: See in Fig.3.1.

ち、MFAが増加すると同時に、細胞壁に堆積・沈着するマトリックス物質（すなわちリグニン）量も増加することによって、圧縮あて材部に大きな圧縮応力が発生する、ということを支持するものである。

正常材部では解放ひずみはすべて縮みとなっているが、そこでは、Klasonリグニン量、MFAの双方とも圧縮あて材部に比べて小さい値にばらついていた。次章以下にも述べるが、正常材部や引張あて材部における引張の成長応力は、“Cellulose Tension Hypothesis”の効果が顕在化することによって発生すると考えられる。

3.3.4 材色

Fig. 3.4 に、木粉の相対明度指数 ΔL^* と解放ひずみとの関係を示す。圧縮あて材部では ΔL^* は大きな負の値となっている。それゆえに、圧縮あて材部では、圧縮の成長応力が大きいところほど材色は暗くなる傾向にあることがわかる。このことは肉眼による観察に一致する。ここには示さないが、Klasonリグニン量と ΔL^* の間には、明白な直線関係が認められた。このことは、圧縮あて材部特有の材色にはリグニンが関与しているという、Timellの指摘を支持するものである(Timell 1986d)。

“赤色度” Δa^* については、圧縮あて材部では正常材部に比べてやや大きめの値となっていたが、解放ひずみとの間には特筆すべき相関関係は認められなかった。“黄色度” Δb^* についても同様であった。

色差 ΔE^* は、圧縮あて材部と正常材部とではっきり異なっていたが、これは ΔE^* の計算には ΔL^* の値が大きく影響するためである。

3.3.5 解剖学的特徴

(a) MFA

Fig. 3.5 に、MFA（最外年輪内での平均値）と解放ひずみとの関係を示す。MFAの増加に対して、解放ひずみは単調に増加する傾向を示すことがわかる。解放ひずみはMFAが $25\sim 30^\circ$ のところで、縮みから伸びへと符号を転換し、圧縮あて材部では、MFAのわずかな増加に敏感に対応して、伸びの解放ひずみが急激に増大する傾向を示した。正常材部ではMFAは、 $5\sim 15^\circ$ の範囲で、縮みの解放ひずみとの間に直線的な関係を示した。

(b) 仮道管細胞壁面積率

Fig. 3.6 に、最外年輪における仮道管細胞壁面積率と解放ひずみとの関係を示す。圧縮あて材部では、仮道管細胞壁はかなり厚くなり、圧縮あて材部における細胞壁面積率と伸びの解放ひずみとの間には、正の相関関係が認められた。

(c) 細胞間隙面積率

Fig. 3.6 に、最外年輪における細胞間隙面積率（□）と解放ひずみとの関係を示した。細胞間隙面積率と伸びの解放ひずみとは正の相関関係にある。細胞間隙面積率の放射方向変動は、早材部中央付近で最大となり、一方、晩材付近ではほとんど0となっていた。このことはhelical fissureが早材部の中央付近で最も発達していたことと一致する。

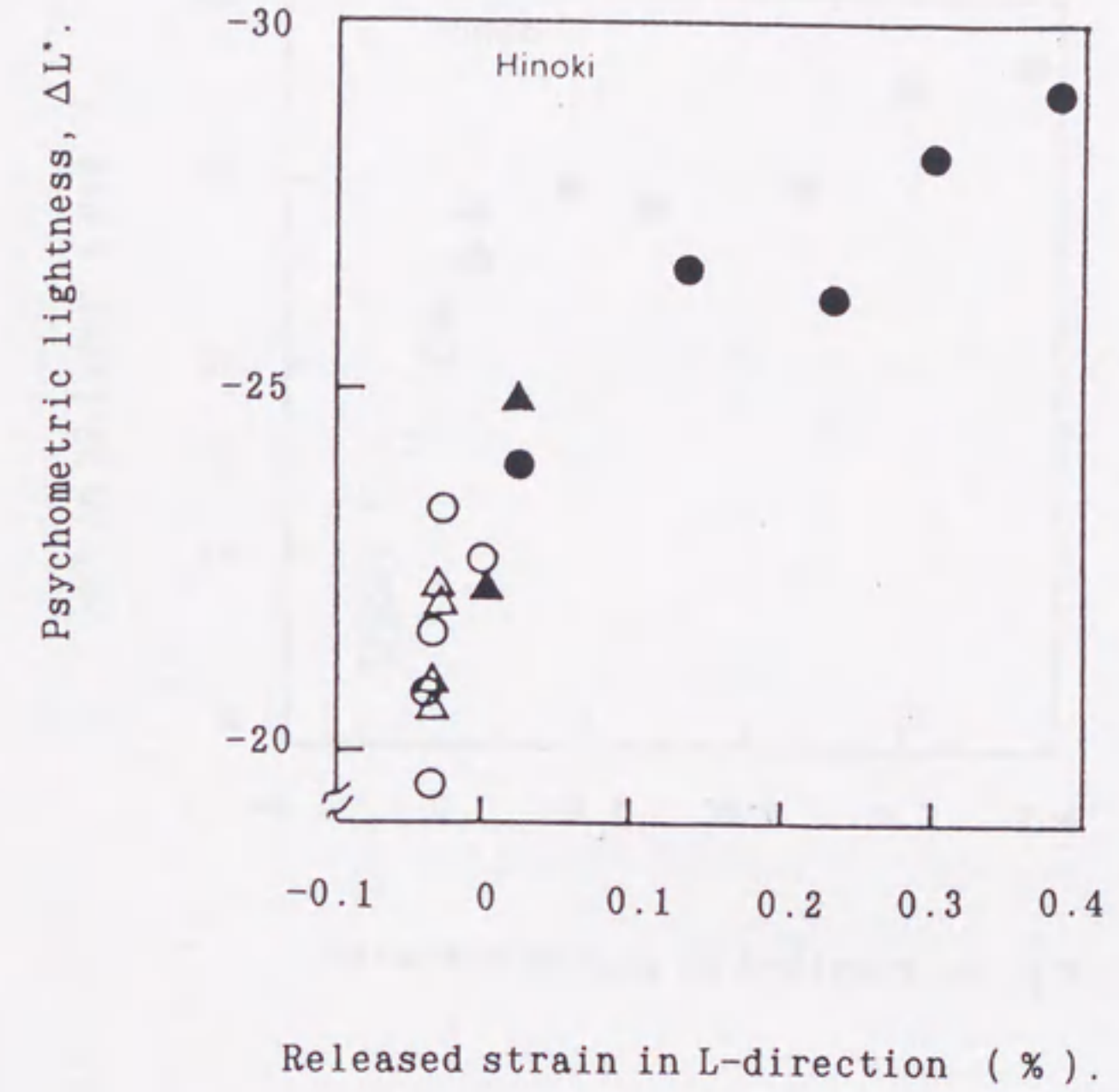


Fig.3.4. Relationships between psychometric lightnesses, $\Delta L'$, and released strains.

Legend: See in Fig.3.1.

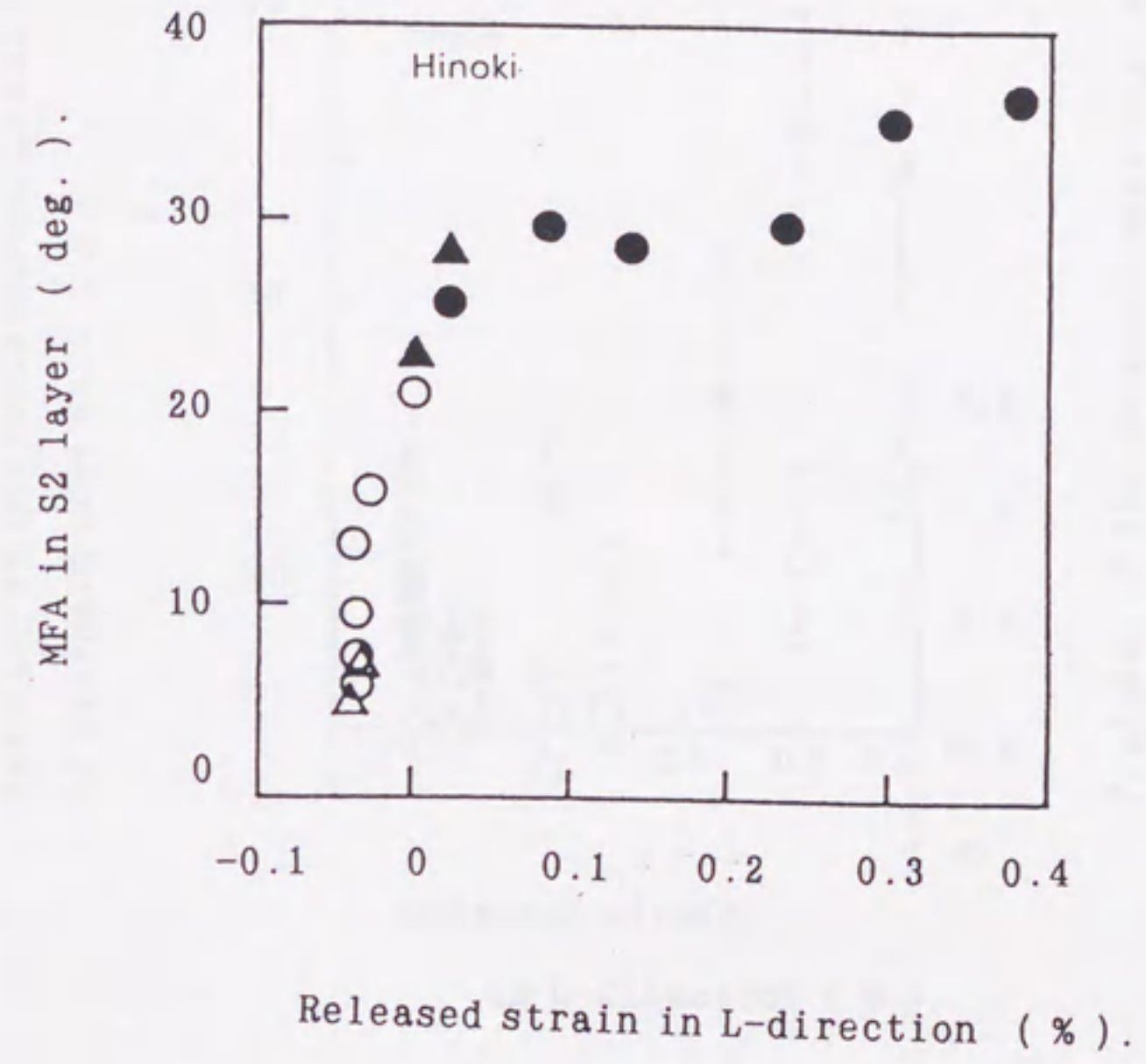


Fig.3.5. Relationships between MFAs and released strains.

Legend: See in Fig.3.1.

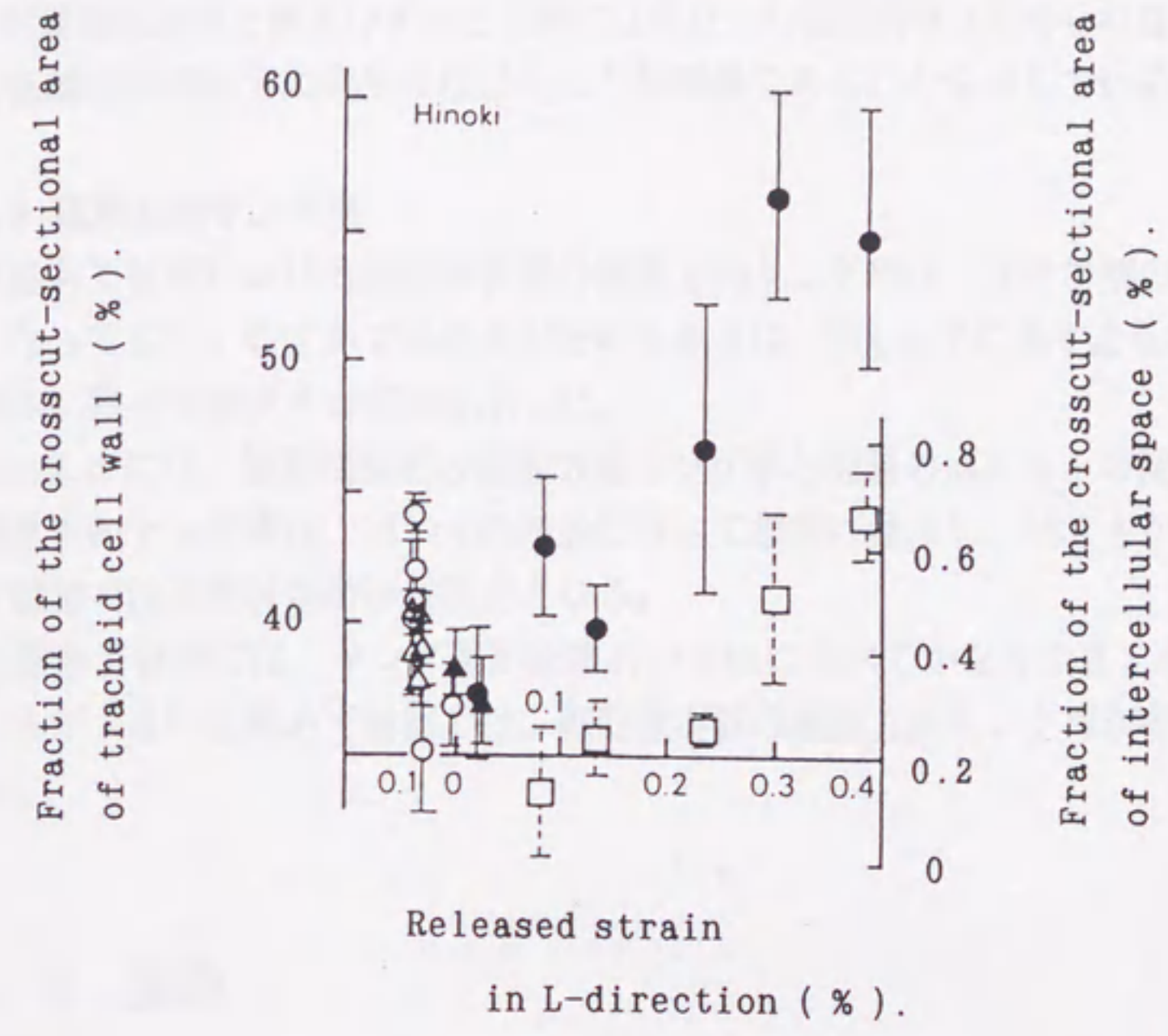


Fig.3.6. Relationships between fractions of the cross-sectional areas of tracheid cell walls, intercellular spaces, and released strains.

Legend: See in Fig.3.1.

□; Fraction of intercellular space.

Note: The ranges of the mean values show 95 % confidence intervals.

以上の結果は、圧縮あて材組織の発達程度が、繊維方向成長応力解放ひずみの測定値によって、簡便かつ正確に推定し得ることを示唆している。

(d) 放射組織面積率

放射組織面積率と解放ひずみとの間には際立った相関関係は認められなかった。このことは、放射組織は成長応力の発生にはほとんど無関係であることを示している。

3.3.6 繊維方向ヤング率

圧縮あて材部における細胞壁実質の繊維方向ヤング率は、正常材部のそれに比べて相当に小さくなっており、わずかではあるがその大きさは、Fig. 3.7に示すように、伸びの解放ひずみの増加に伴って減少する傾向を示した。

Fig. 3.8には、細胞壁実質の繊維方向ヤング率とS2層のMFAとの関係を示す。細胞壁実質の繊維方向ヤング率は、MFAの増加に伴って単調に減少し、MFAが極めて大きくなる圧縮あて材部では正常材部の1/10程度となる。

圧縮あて材部では、ヤング率が正常材のそれに比べてかなり小さくなるが、それはS2層のMFAが大きい圧縮あて材部では、細胞壁実質の繊維方向ヤング率が相当に小さくなるためである。

3.4 要約

傾斜樹幹の下側に圧縮あて材を有するヒノキの、成長応力の大きさ（繊維方向表面成長応力解放ひずみ）と圧縮あての強さ、とくに解剖学的特徴およびKlasonリグニン量との関係について検討した。結果を要約すると、

圧縮あて材部では、Klasonリグニン量、二次壁中層のマイクロフィブリル傾角（MFA）、細胞壁面積率、細胞間隙面積率のいずれもが、繊維方向の伸びの解放ひずみに対して明確な正の相関関係を示し、細胞壁実質の繊維方向ヤング率、および明度指数は逆に負の相関関係を示した。またOpposite wood部でも、圧縮あて材と同様の伸びの解放ひずみが測定されたが、その値は小さかった。

以上により、

(1) 圧縮あて材部では、MFAの増加とリグニン沈着量の増加とによる相乗作用に加えて、細胞壁厚さや細胞壁実質ヤング率などの組織・構造因子に制御されて、圧縮の成長応力が発現する。このことは、圧縮あて材部における成長応力の発現には“Lignin Swelling hypothesis”によるメカニズムが支配的であることを示している。

(2) 圧縮あて材の程度が強くなるほど、繊維方向圧縮応力が大きくなることから、繊維方向成長応力解放ひずみは、圧縮あて材組織の発達程度を正確かつ簡便に数値で表す指標となりうる。

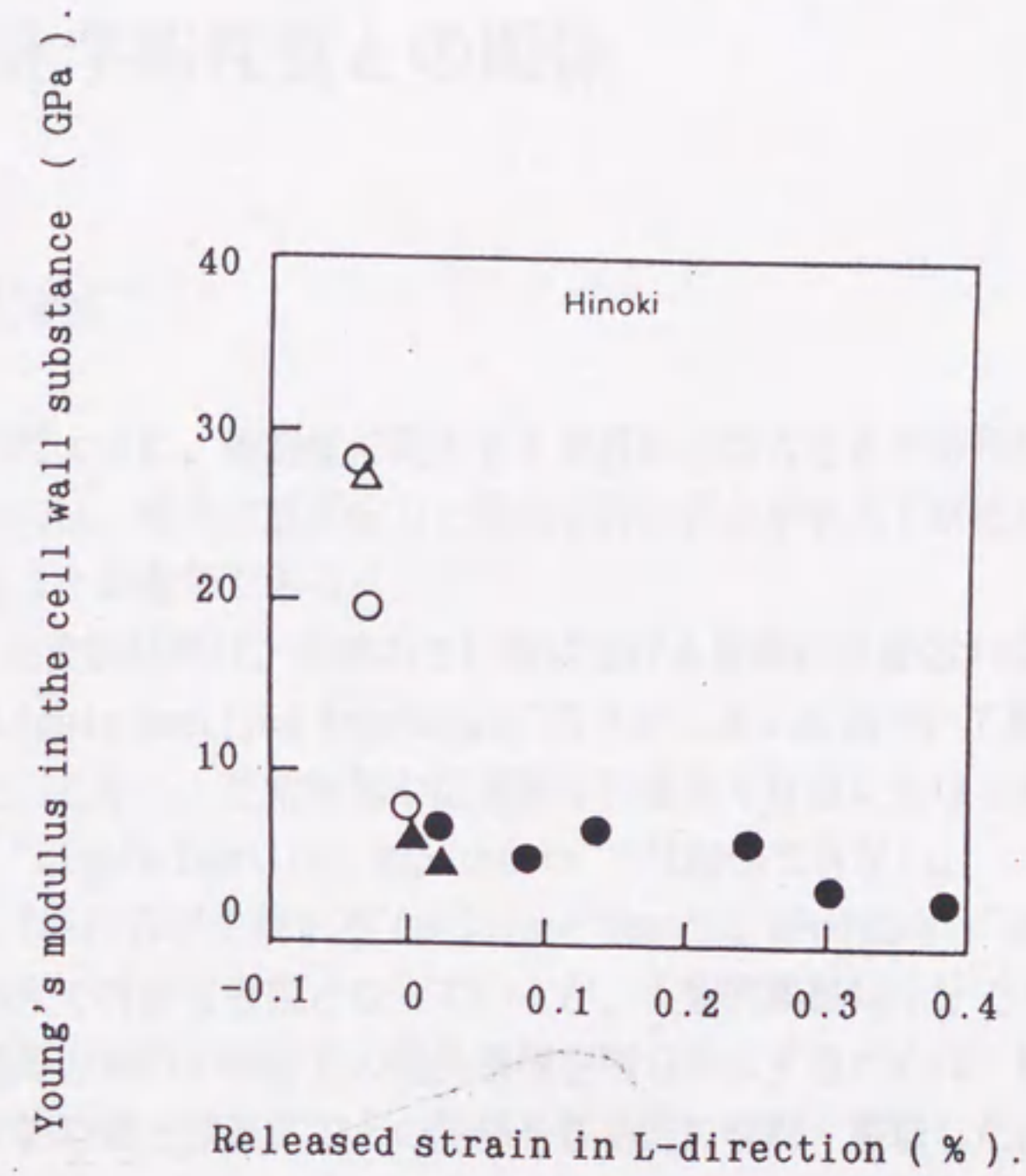


Fig.3.7. Relationships between Young's moduli in cell wall substances and released strains.

Legend: See in Fig.3.1.

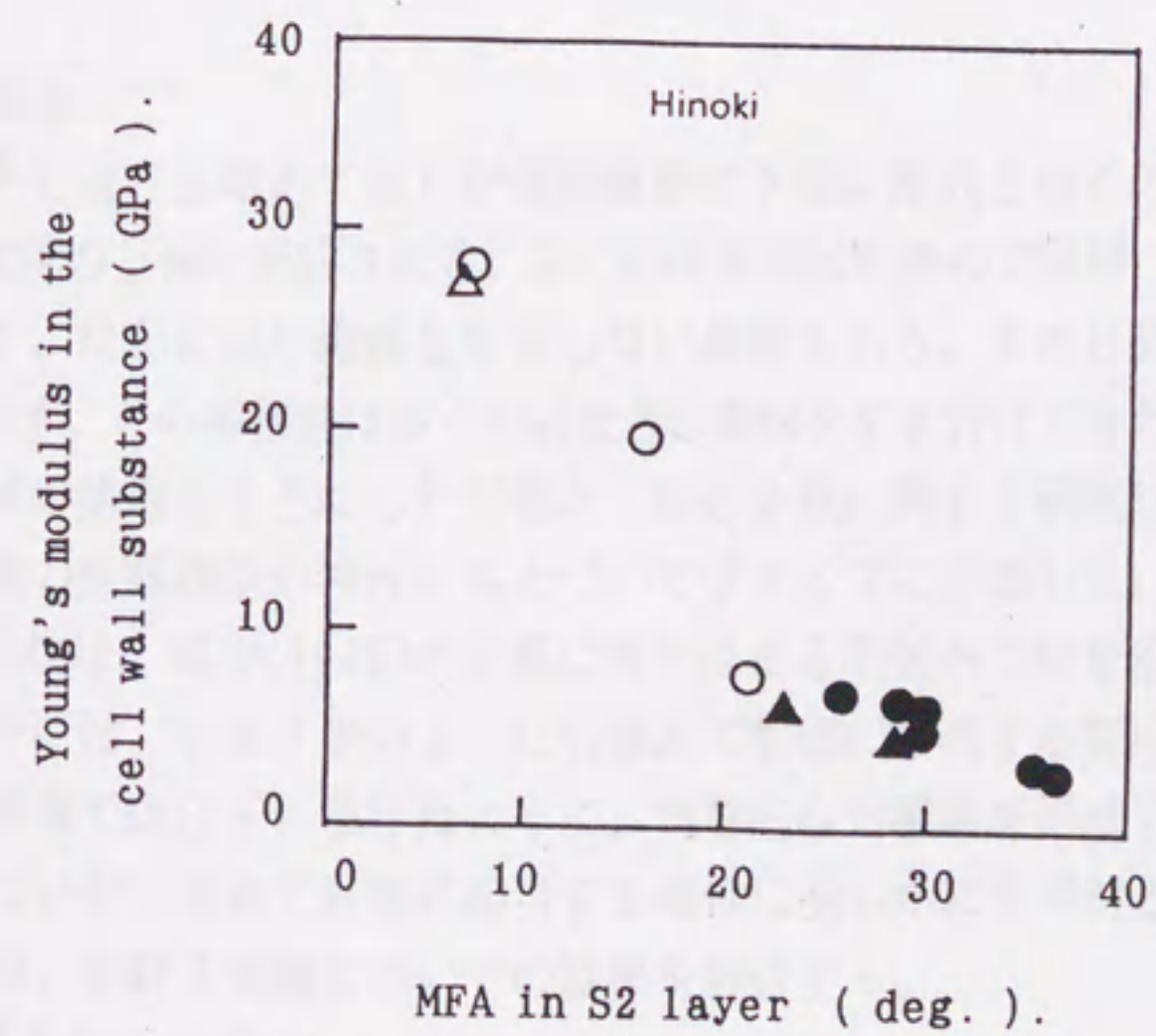


Fig.3.8. Relationships between Young's moduli in the cell wall substances and MFAs.

Legend: See in Fig.3.1.

第4章 引張あて材部の成長応力と解剖学的性質および理化学的性質との関係

4.1 はじめに

前章にも述べたように、細胞壁に発生する成長応力の大きさや符号に影響を与える因子を明らかにするためには、特異な成長応力と解剖学的性質を示すあて材部に着目して、その両者の関係を検討することが有効である。

前章で報告した実験結果は、圧縮あて材部における圧縮の成長応力はBoyd(1972)やWatanabe(1966)による“Lignin Swelling Hypothesis”のメカニズムに基づいて発生するということを強く支持している。しかし、正常材部や広葉樹の引張あて材部における引張の成長応力の発生機構については、“Lignin Swelling Hypothesis”では説明できない。

Bamber(1978, 1987)らが主張する“Cellulose Tension Hypothesis”は、引張の成長応力の発生を説明するうえで有効な仮説となっているが、実験的根拠は十分であるとはいえない。

本章では、繊維方向の引張応力の発生機構を明らかにするために、様々なタイプの広葉樹あて材部の解剖学的特徴と成長応力との関係を数値的に検討・整理した。そして、引張成長応力の大きさや符号に影響を及ぼす因子を明らかにし、引張の成長応力の発生機構を説明する従来の仮説を、実測データに基づいて批判・検討および再構築した。

4.2 実験方法

4.2.1 供試樹木

針葉樹のあて材(圧縮あて材)が傾斜樹幹の下側に形成されるのに対し、広葉樹のあて材はふつう傾斜樹幹の上側に形成される。多くの広葉樹は引張あて材部にゼラチン状繊維(G繊維)を形成するが、なかにはG繊維を形成しない樹種もある。またG繊維の壁層構造も樹種によって多様性を示す。その多様性は多くの研究者の興味を引き付けてきたが、なかでも、尾中(1949)によるG繊維の構造をもとにした引張あて材の分類に関する研究は有名である。彼は引張あて材を、G繊維の壁層構造の特性にもとづいて3タイプに分類した。

大抵の広葉樹は、尾中(1949)の分類に当てはまる引張あて材を形成するが、本研究に用いた供試樹木の中には、ホオノキのように引張あて材部に該当する部位にG繊維を形成しないものもあった。本章では以下に挙げたように、典型的なG繊維を形成する2タイプの樹種と、G繊維は形成しないが引張あて材部に相当する部位に明らかに正常材とは異なる組織を形成するタイプの樹種の、合計3樹種についての結果を報告する。

- a. イタヤカエデ: *Acer mono Maxim.*

G繊維の構造： S1層+S2層+G層（尾中III型）

樹齢： 42年生

胸高直径： 12 cm

樹高： 10 m

b. ミズメ： *Betula grossa* Sieb. et Zucc.

G繊維の構造： S1層+G層（尾中II型）

樹齢： 32年生

胸高直径： 18 cm

樹高： 13 m

c. ホオノキ： *Magnolia obovata* Thumb.

G繊維を形成しない

樹齢： 25~76年生（4個体）

胸高直径： 12~16 cm

樹高： 7~12 m

ここでS1層、S2層、G層はそれぞれ二次壁外層、二次壁内層、ゼラチン層を指す。

引張あて材の形成が容易に認められるような、傾斜樹幹の肥大成長部分において、円周状に10~12箇点の表面応力解放ひずみ測定点を設けた。解放ひずみ測定後、各測定点において、弾性定数、細胞壁各壁層断面積率（とくにG層面積率）、およびS2層におけるマイクロフィブリル傾角（MFA）を測定した。

4.2.2 表面成長応力測定

第2章、および第3章で述べたように、傾斜樹幹には立木中に、自重による曲げ応力分布が生じており、伐倒によって自重による曲げ応力分布が再配分されるために、スプリングバックひずみが樹幹表面に現われる。前章でも述べたように、スプリングバックひずみは伐倒後に測定した表面応力解放ひずみにオーバーラップしている。このスプリングバックひずみを実測することによって、もしくは立木状態で解放ひずみを測定することによって、表面応力解放ひずみからスプリングバックひずみの影響を除去することが可能となる。本章では、すべて立木状態で解放ひずみの測定をおこなった。

解放ひずみ各測定点において、8mm長のひずみゲージを繊維・接線各方向に貼付し、従来通りの方法によって2次元表面応力解放ひずみを実測した。導線の温度変化や電気抵抗のふらつきによるひずみのドリフトを消去するために、3線結線法を採用した。

4.2.3 弾性定数の測定

表面応力解放ひずみ各測定点に繊維方向に連続した位置より、引張試験片を採取し、生材状態で繊維・接線各方向のヤング率 E_t 、 E_r およびポアソン比 ν_{tr} 、 ν_{rt} を実測した。そして、これらの弾性定数と解放ひずみとから、樹幹表面における2次元応力分布を算出した(Sasaki et al. 1978)。

4.2.4 軸方向要素における木口断面細胞壁面積率の測定

表面成長応力解放ひずみ測定後、ひずみ各測定点よりブロック(2~3cm角)を採取、数時間煮沸して飽水状態にした後にスライディングマイクロトームを用いて8~10 μ m厚さの横断面切片を採取した。ヘマトキシリン・サフラニンによる2重染色ののちに、グリセリン・ゼラチン・水混合物を用いてスライドガラスに封入した。

最外年輪内において、放射方向に0.2~0.4mm毎に等間隔に面積率測定点を設けた。各点において、50倍および250倍の倍率で写真を撮影し、低倍率の写真からは木繊維(正常繊維およびG繊維に大別)・道管要素・放射組織の3領域の、高倍率の写真からは細胞壁(木化層とG層に大別)と内こうとの境界をトレーシングペーパーに写し取った。それぞれの倍率についてトレースした画像を、画像解析装置IBAS IIに取り込んで、巨視的な全視野における、G層、木化層、道管要素、放射組織の木口断面面積率を算出した。

4.2.5 平均マイクロフィブリル傾角(MFA)の測定

ホオノキのみについて、平均マイクロフィブリル傾角(MFA)を、Cave(1966)によるX線回折法を用いて測定した。0.2mm厚さの板目切片を最外年輪より採取し、測定試験片とした。

4.3 結果と考察

Fig. 4.1~4.3に、イタヤカエデ、ミズメ、およびホオノキについての実験結果の円周分布を示す。円周上の角度は、傾斜樹幹の最も上側(山側)の位置を0°として、横断面を空側から見て時計回りに計ったものである。したがって、円周上の角度180°で示される測定位置は傾斜の最も下側(谷側)の位置であることを意味する。

4.3.1 動径分布(偏心成長の程度)

解放ひずみ測定点と髄との距離である動径(radial vector)は、どの供試樹木もおおむね傾斜の上側で大きくなっており、円周上の角度0°付近で最大値を、180°付近で最小値を示すものがほとんどであった。このことは、引張あて材部は偏心肥大成長部分に生じるといふ、過去の知見に一致するものである。引張あて材部にG繊維を形成しないホオノキについても、やはり傾斜樹幹の上側に偏心肥大成長部分が見られた。ただし、Fig. 4.2に示したミズメでは、円周上の角度80~90°のところ動径が最小となっており、奇妙なことにその辺りにはG繊維が形成されていた。一方、動径が最大となったのは、他の樹種と同様に傾斜樹幹の上側であり、そこでは著しくG繊維が発達していた。また、カエデ属の樹種については、多くのものが円周上の角度0°を少しはずれた位置(ラテラルウッド部分)で大きな偏心肥大成長を示し、そこではG繊維の形成を伴う引張あて材が発達していた。

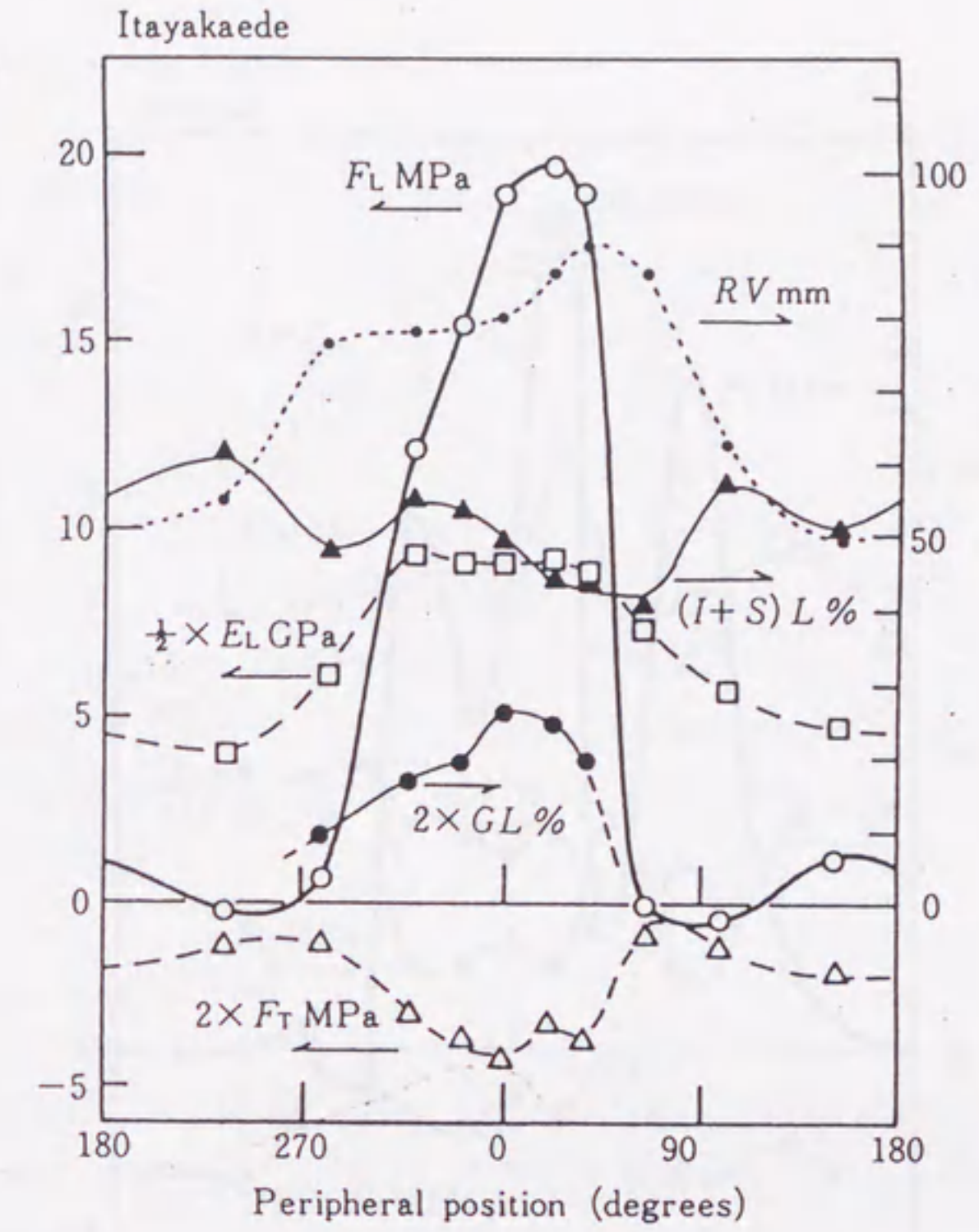


Fig.4.1. Growth stresses and other functions around the periphery in a leaning stem of itayakaede (*Acer mono Maxim.*).

Legend: F_L , F_T ; Growth stresses in longitudinal and tangential directions (MPa).

E_L ; Young's modulus in the L-direction (GPa).

RV; Radius vector (mm).

(I+S)L; Fraction of crosscut area in I+S layer (%).

GL; Fraction of crosscut area in G-layer (%).

Note: Arrows indicate the directions of their dependant vertical axis.

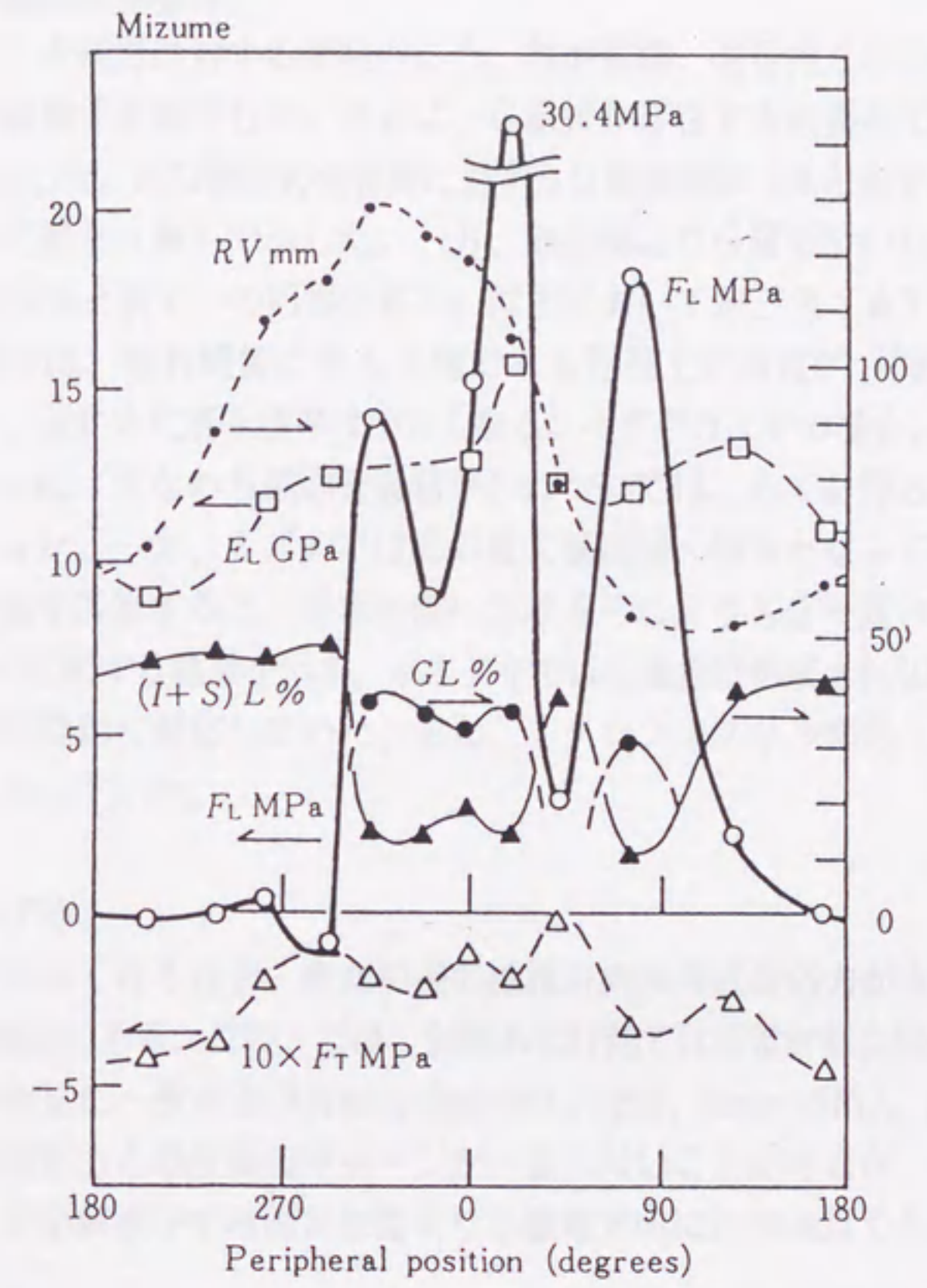


Fig.4.2. Growth stresses and other functions around the periphery in a leaning stem of mizume (*Betula grossa* Sieb. et Zucc.).

Legend: See in Fig.4.1.

Note: See in Fig.4.1.

4.3.2 軸方向要素の細胞壁面積率

木口断面において、全視野に対する細胞内こう、放射組織、道管内こうを除いた部分、すなわち木繊維細胞壁の面積率を測定した。さらに、G繊維が存在する引張あて材部では、G層と木化層とを分けて測定した。木口断面の全視野に対するG層面積率 (GLと表す) の円周分布を、Fig. 4.1~4.2において黒丸 (●) で示した。一方、細胞壁よりG層を除いた部分 (すなわち木化層) の面積率 ((I+S)Lと表す) の円周分布を、同図において黒三角 (▲) で示した。

Fig. 4.1および4.2では、傾斜樹幹の最も上側である円周上の角度 0° 付近で、G層面積率 (GL) は大きくなり、逆に木化層面積率は小さくなる。イタヤカエデの場合、bの最大値は13%に達するが、(I+S)L+GL (すなわち細胞壁面積率) については、あて材部とそれ以外とで差がほとんど見られなかった。一方、ミズメではGLの最大値は30~40%となっており、あて材部における(I+S)L+GLの値を計算すると、正常材部におけるそれよりも若干高い値となっていた。

Fig. 4.3にホオノキに関する結果を示す。ホオノキではG繊維は形成されないが、細胞壁面積率の円周分布は動径の変動に対応していた。また、マイクロフィブリル傾角 (MFA) は、傾斜樹幹の上側で小さくなっていた。

4.3.3 繊維方向ヤング率

おおむね、動径が大きくなるほど、また引張の繊維方向表面成長応力が大きくなるほど、ヤング率 E_L は増加する傾向にある。このことは、引張あて材部では正常材部に比べてヤング率が高くなるという従来の知見に一致する (Wardrop・Dadswell 1955、Ueda 1973)。ところどころ、ヤング率と繊維方向表面応力との変動のパターンが一致しないことがあるが、その原因は、引張試験片を採取した位置が解放ひずみ測定位置よりも繊維方向に約10cm近くも上方であったためであると考えられる。

スライディングマイクロームを用いて作成したG繊維のプレパラート切片を観察すると、しばしばG層が木化層から剥離していることに気付く。G層の剥離は、マイクロームによる薄切片の採取時や、さらに採取した薄切片を脱水・染色するときに生じると考えられる。このことから従来は、G層は機械的支持要素としての機能を有していないとされてきた (Panshin・de Zeeuw 1964a)。ところが、Fig. 4.1, 4.2を見れば、G層面積率が大きいところほど繊維方向の引張の成長応力は大きくなっており、しかもヤング率 E_L が高くなっていることがわかる。そこで、仮にG層が応力を分担するだけの強度を持たないとしたら、G繊維中での木化層のヤング率は、正常繊維における木化層のそれに比べてかなり大きくなければならないことになる。しかし、G繊維における木化層は、正常繊維におけるそれとは全く異なった何か特別なものであるというような報告はとくに見当たらない。むしろ、G層は大きなヤング率を有し、そのMFAはほぼ細胞長軸方向に平衡で (Onaka 1949)、しかも高度に結晶化しているという報告がある (Nicholson et. al. 1975)。

(a) G層のヤング率

イタヤカエデの場合、Fig. 4.1に示したように、ヤング率 E_L はG層面積率が高いところほど大

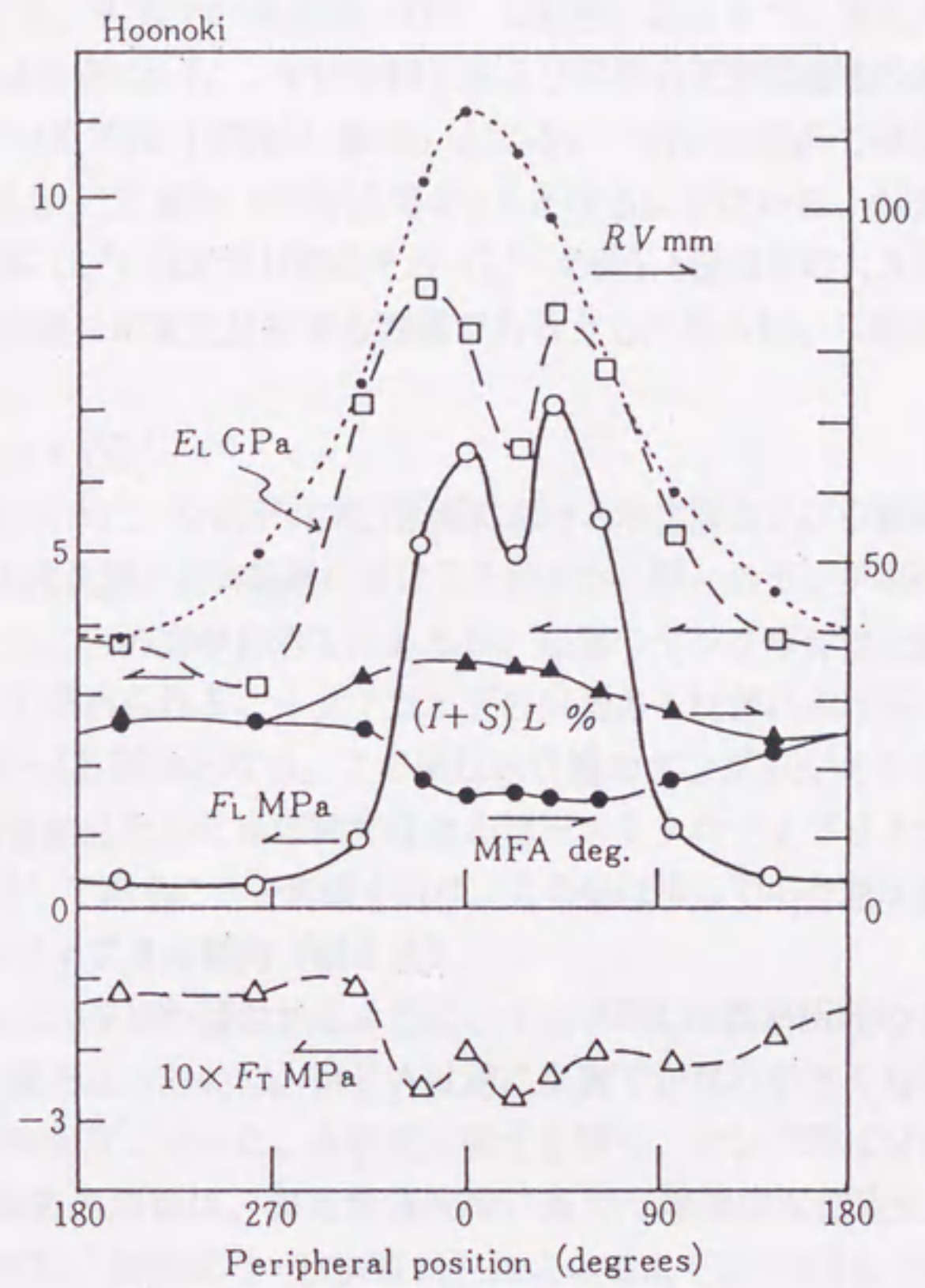


Fig. 4.3. Growth stresses and other functions around the periphery in a leaning stem of hoonoki (*Magnolia obovata* Thumb.).

Legend: See in Fig. 4.1.

Note: See in Fig. 4.1.

きかった。引張あて材部では、細胞壁面積率は $a+b$ であるから、細胞壁実質のヤング率 E_L^* は E_L を $a+b$ で割ったものとなる。円周上の角度 $90\sim 270^\circ$ の範囲にある4つの測定点はいわゆる正常材部であるが、それら4か点の a （ここでは b は0）および EL から正常材繊維の細胞壁実質のヤング率 E_L^f を求めると $6.13\sim 18.7\text{GPa}$ （平均 11.4GPa ）となる。一方、引張あて材部における細胞壁実質のヤング率 E_L^* は $10.5\sim 19.9\text{GPa}$ （平均 15.3GPa ）となる。すなわち、引張あて材部における細胞壁実質のヤング率（ E_L^* ）は正常材部のそれ（ E_L^f ）の約1.5倍ほどの大きさとなっている。ここで、 G 層も木化層同様に荷重を分担する要素であるとしたならば、 G 層のヤング率 E_L^g は次式によって与えられる。

$$aE_L^f + bE_L^g = (a+b)E_L^*$$

ここで、 a 、 b は前述したように、それぞれ木口断面における木化層および G 層の面積率である。ここで、 G 繊維における木化層と正常繊維におけるそれとが、同一のヤング率を持つとしたら、むしろそのように考えることの方が自然ではあるが、 G 層のヤング率 E_L^g は上式に $E_L^f=11.4\text{GPa}$ を適用することによって求められる。イタヤカエデの引張あて材部における6か所の測定点における E_L^g の値は、 $20.8\sim 44.5\text{GPa}$ となる。この値は木化層のヤング率 E_L^f の約3倍程度となっている。 G 層が高度結晶化したほぼ純粋なセルロースマイクロフィブリルからなり、しかもその MFA がほとんど 0° であることを考慮すれば、この値は決して不合理な値とはいえない。

(b) ヤング率とマイクロフィブリル傾角 (MFA)

ホオノキの場合、Fig. 4.3を見ればわかるように、ヤング率 E_L は傾斜樹幹の上側で高く、下側の約2倍ほどの値となっていた。 MFA は逆に上側でかなり小さくなっており、その値は下側の MFA の約60%程度であった。本研究に関する限り、ヤング率は MFA が小さくなるほど増加してゆく。両者の関係は、異方性弾性論に基づく理論的な推定によるものよりも (Kollman and Côté 1968)、実験式（一次方程式）によってよく近似され、回帰方程式は、

$$E_L = -0.380 \cdot MFA + 13.9 \quad (r = -0.85^{**}),$$

$$E_T = -0.943 \cdot MFA + 39.4 \quad (r = -0.87^{**})$$

で与えられる。このことは、 CMF はその結晶軸方向に大きなヤング率を有していることを示している。さらに後の章で述べるように、ホオノキなどのモクレン科の樹種では、 $S2$ 層における MFA が小さくなると同時に CMF 量が増加するために、ヤング率と MFA とは上の回帰式で表されるような関係になるものと考えられる。

4.3.4 成長応力の円周分布

Fig. 4.1-4.3からわかるように、繊維方向表面応力は傾斜樹幹の最も上側（円周上の角度がほぼ 0° ）で最大の引張応力となっていた。とくにミズメでは、 30MPa もの値を示した。イタヤカエデおよびミズメでは、繊維方向の引張応力が大きくなる部位と G 繊維が形成されている部位とが一致しており、 G 層面積率が大きくなるほど引張応力も増加する傾向にあった。イタヤカエデの場合、 G 層面積率は円周上で連続的に変動しており、同様に繊維方向引張応力も連続的に変化していた。一方、ミズメでは G 層面積率は円周上では不連続に分布しており、それに対応して引張応力も不連続な分布となっていた。これらの現象は、大きな引張応力が発生する部

位とG繊維が発達する部位とは常に一致する、ということ裏付けている。ところで、前節で述べたように、G繊維は大きな引張応力を支持する要素であり、またG繊維は高度に結晶化したCMFからなっているし、さらにG繊維を構成するCMFの結晶軸方向は細胞軸方向とほぼ一致している(Araki et. al. 1983, 尾中 1949, Wardrop and Dadswell 1955)。以上のことから、樹幹内ではG層は結晶軸方向に大きな引張応力を自発的に発生しているということが結論される。

ホオノキはG繊維を形成しないにもかかわらず、イタヤカエデやミズメと同様に、傾斜樹幹の上側で繊維方向に大きな引張応力を発生している。ここではMFAは小さく、Fig. 4.4に示すように、繊維方向引張応力との間には明確な負の相関関係が認められた。以上のことは、CMFが結晶軸方向に自発的に大きな引張応力を発生していると考えなければ説明がつかない。

Fig. 4.5はホオノキ4個体についての、繊維方向表面成長応力と接線方向のそれとの散布図である。両者には、とくに相関関係は認められない。このことはOkuyamaら(1986)による、引張あて材を有する数種の広葉樹を対象とした実験結果に一致する。一方、繊維方向成長応力と接線方向成長応力とは発生時期に時間的なずれが存在することが認められた。すなわち、繊維方向と接線方向とで成長応力は別々に発生することを意味しており、このことは、Boydや渡辺らによる主張、すなわち”リグニンの不可逆的堆積に伴う細胞壁の横方向への膨張によって、繊維は軸方向に収縮する傾向を示し、その結果として繊維方向に引張応力が、接線方向には圧縮応力が発生する”という仮説(いわゆるLignin Swelling Hypothesis)に反する。すなわち、”Lignin Swelling Hypothesis”による機構は、細胞壁における繊維方向の引張の成長応力の発生には、本質的には寄与しないということになるだろう。

以上の結果から、細胞壁に発生する繊維方向の引張応力の直接の発生原因は、細胞壁の成熟過程でCMFが自発的に高い引張応力を発生することである、という結論が導かれる。すなわち、繊維方向の引張の成長応力は、Bamberによる”Cellulose Tension Hypothesis”のメカニズムが顕在化することによって生じる。

ところで、Fig. 4.1-4.3を見ると、おもしろいことに気付く。通常の直立樹幹では、繊維方向表面応力は3~4.5MPa程度の引張応力であるが、Fig. 4.1-4.3に挙げたように、引張あて材と同一円周上にある正常材部、すなわちラテラルウッド部分およびオポジットウッド部分における繊維方向表面応力は、ほとんど0かあるいはそれに近い値となっている。同様な現象がOkuyamaら(1983)によって報告されている。それによれば、傾斜して成育するポプラ(*Populus* spp.)の引張あて材部では35MPaもの大きな引張応力が発生していたが、正常材部では表面応力はほとんど0であったという。以上のことは、広葉樹の傾斜樹幹では、引張あて材部以外の領域ではほとんど引張応力を発生しないが、一方、あて材部では大きな引張の成長応力を発生することによって、傾斜樹幹を鉛直上方に効率的に立ち上げていると考えられる。

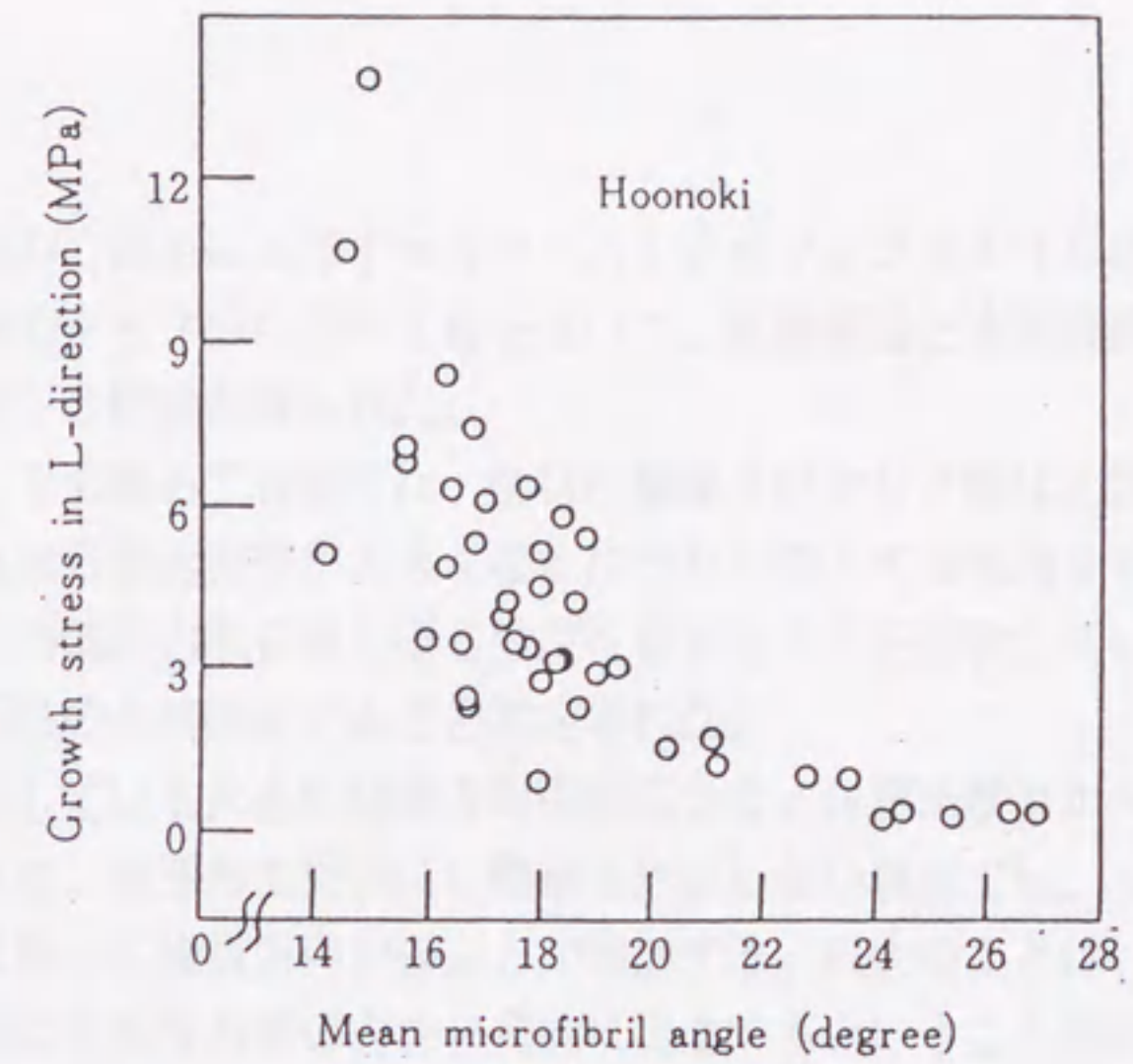


Fig.4.4. Relationships between longitudinal growth stresses and mean microfibril angles in four trees of hoonoki.

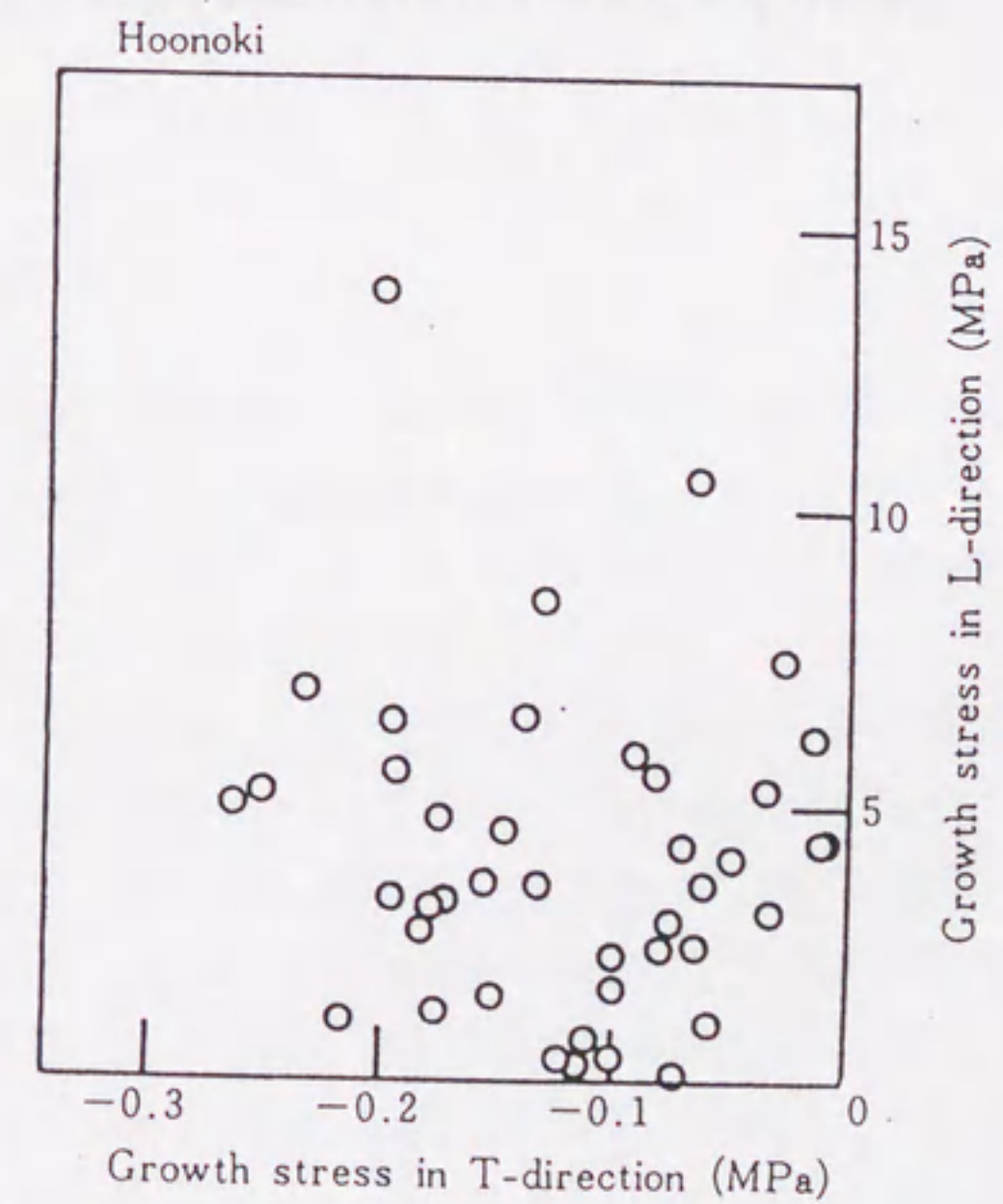


Fig.4.5. Relationships between growth stresses in the L- and T-directions in hoonoki.

4. 4 要約

細胞壁における成長応力の発生に及ぼすセルロースマイクロフィブリル (CMF) の寄与を明確にするために、3種類のタイプの引張あて材を用いて、組織構造と表面成長応力との関係を実測した。その結果、以下の結論が得られた。

(1) G繊維を形成している引張あて材部では、生材の繊維方向ヤング率は正常材部のそれよりも大きな値を示し、それはG層面積率が大きくなるにつれて増大する傾向を示した。このことは、G層は細胞レベルで内部応力を分担し得る強度を有することを示唆している。また、G層のヤング率は木化層のその3倍程度であると推定された。

(2) 引張あて材部に発生している大きな繊維方向引張応力は、G層面積率が大きくなるほど増加する。ホオノキのように、引張あて材部にG繊維を形成しない樹種では、マイクロフィブリル傾角 (MFA) の減少に伴って繊維方向引張応力が増加する。以上のことは、細胞壁の成熟過程でCMFが結晶軸方向に大きな引張応力を自発的に発生するというを示唆している。したがって、細胞壁に発生する引張応力は、Bamberが主張する"Cellulose Tension Hypothesis"のメカニズムが顕在化することによって発生すると考えられる。

(3) 引張あて材部と同一円周上にある正常材部では、繊維方向成長応力はほぼ0か、もしくは非常に小さい値となっている。このことから、広葉樹の傾斜樹幹では、引張あて材部以外の領域ではほとんど引張応力を発生しない一方、あて材部には大きな引張の成長応力を発生することによって、傾斜樹幹を鉛直上方に効率的に立ち上げていると考えられる。

第5章 引張の成長応力の発生に及ぼすセルロースマイクロフィブリルの寄与

5. 1 はじめに

第4章では、細胞壁における繊維方向の成長応力の発生には、S2層のセルロースマイクロフィブリル(CMF)が深く関与しているということを明らかにした。さらに、Bamber(1978, 1987)が主張する"Cellulose Tension Hypothesis"に基づけば、正常材部や広葉樹あて材部における繊維方向の引張応力の発生機構を説明できるということがわかった。しかしながら、いかなる機構によってCMFが引張応力を発生するのか、そもそもCMF結晶自身が細胞壁成熟過程で自発的に収縮し得るのかどうか、という疑問に直接的な解答を与えるのは現在のところ極めて難しい。

前章に引き続き本章では、引張あて材部にゼラチン状繊維(G繊維)を形成するタイプの樹種と、G繊維を形成しないタイプの樹種の双方に着目し、その組織的特徴および物性と繊維方向成長応力とを比較することにより、引張の成長応力の発生に関する"Cellulose Tension Hypothesis"の傍証を得ることを目的とした。

5. 2 実験方法

5.2.1 供試樹木

直立して成育するスギ(*Cryptomeria japonica* D. Don, 34年生、胸高直径21cm)、傾斜して成育し肥大成長部分を有するユリノキ(*Liriodendron tulipifera* L., Yellow poplar, 15年生、胸高直径21cm)の2樹種2個体を用いて、マイクロフィブリル傾角(MFA)と繊維方向表面応力解放ひずみ(解放ひずみ)との関係を調べた。

解放ひずみと繊維方向全収縮率との関係の実測については、コハウチワカエデ(*Acer sieboldianum* Miq., 70年生、胸高直径14cm)、イヌシデ(*Carpinus schonoskii* Maxim., 66年生、胸高直径15cm)、およびヤマザクラ(*Prunus donarium* Sieb., 60年生、胸高直径12cm)の広葉樹3樹種を用いた。いずれも傾斜地に成育し、根曲がり部分では傾斜樹幹の上側に偏心成長していた。尾中(1949)による引張あての分類では、これらの樹種はいずれもIII型に属する。とくにコハウチワカエデでは、偏心成長部分にゼラチン状繊維(G繊維)の形成がはっきりと認められた。

5.2.2 繊維方向表面成長応力解放ひずみ（解放ひずみ）の測定

ひずみゲージ法によって、木部最外層における繊維方向解放ひずみを測定した。スギでは57か点、ユリノキでは15か点について、地上高に沿って数箇所、円周状に解放ひずみ測定点を配した。3種の広葉樹については、偏心・肥大成長域を含む傾斜樹幹に1か所、円周状に約10か点の解放ひずみ測定点を配した。

スギおよびユリノキについて、解放ひずみの測定結果のヒストグラムを、Fig. 5.1(a)および(b)に示す。いずれの樹種についても、なるべく広範囲にわたる解放ひずみのデータが得られるように、それぞれの階級から約10個の測定点を任意に抽出した。そして、各測定点におけるMFA、 α -セルロース量を測定し、解放ひずみの大きさと比較した。

3種の広葉樹については、繊維方向全収縮率と解放ひずみとの大きさとを比較した。

5.2.3 ミクロフィブリル傾角（MFA）の測定

(a) スギ、ユリノキのMFA

最外年輪内において、放射方向に等間隔に6か所MFA測定点を設定した。各測定点から20 μ m厚さの板目切片を3~4枚採取し、各測定点において合計20~25個の繊維のMFAをヨウ素結晶沈着法(佐伯ら1989)により測定し、それらの平均値をその測定点におけるMFAとした。さらに各測定点におけるMFAの放射方向分布を単純平均し、解放ひずみの大きさと比較した。

(b) G繊維の二次壁中層（S2層）におけるMFAの測定

コハウチワカエデの引張あて材部および正常材部より最外年輪を含むブロックを採取し、20 μ m厚さの板目切片を約3年輪にわたって採取した。G繊維を含む切片を96%エタノールに浸すことによって急速に脱水し、そのあと水中で超音波処理を30分行なうことにより、G繊維からG層を除去した。そして、ヨウ素結晶沈着法によりG繊維のS2層におけるMFAを測定した。正常材、引張あて材とも約30個の繊維におけるMFAを求めた。

5.2.4 α セルロース量の測定

常法により、 α セルロース量を求め、解放ひずみの大きさと比較した。

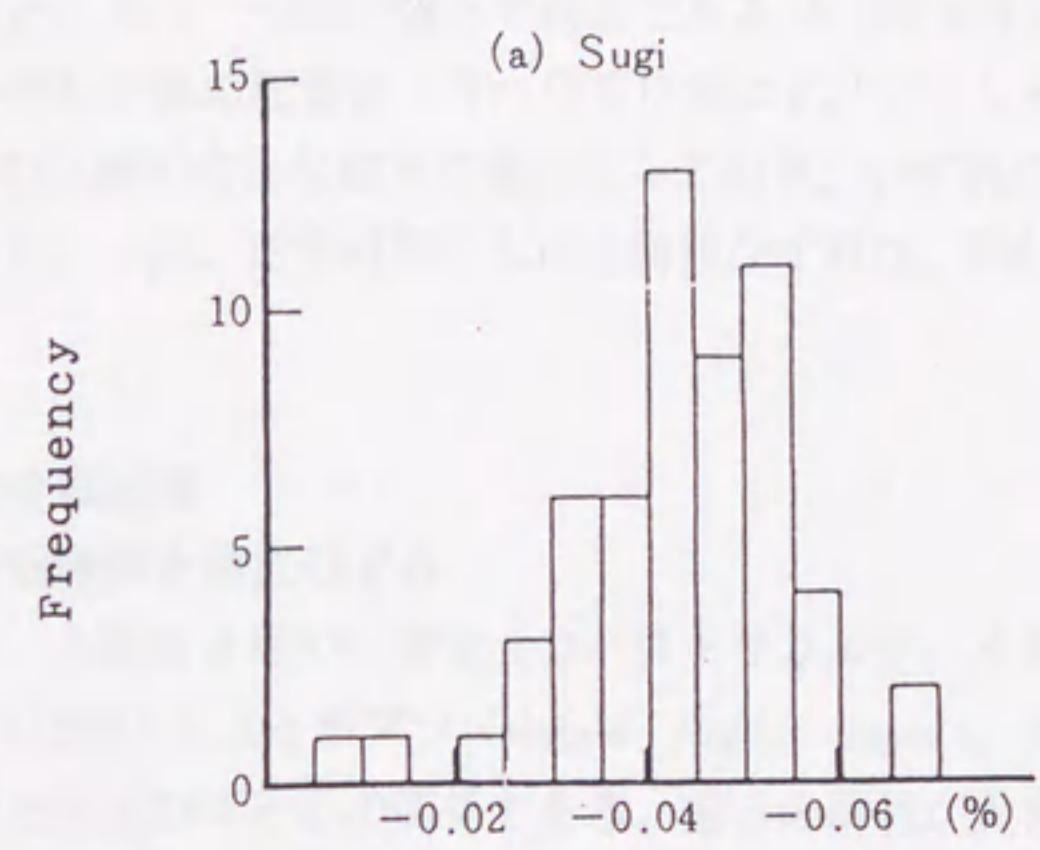
5.2.5 繊維方向全収縮率の測定

解放ひずみ測定点と繊維方向に連続した位置より5.5 \times 1.0 \times 0.5cm (L, T, R)の大きさの短冊状試験片を採取し、生材時および全乾時の繊維方向長さを、0.001mmの読みのダイヤルゲージ式コンパレータにより測定した。

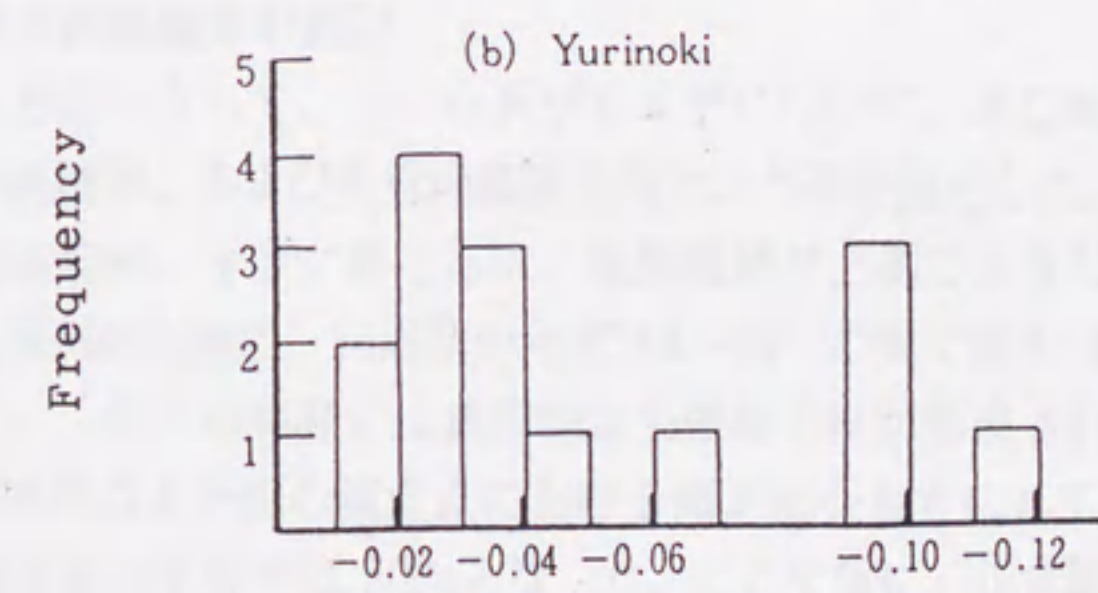
5.3 結果と考察

5.3.1 繊維方向解放ひずみ

Fig. 5.1(a)はスギについての解放ひずみの頻度分布（ヒストグラム）である。階級巾を0.



Released strain in the L-direction.



Released strain in the L-direction.

Fig.5.1. Distributions of longitudinal released strains in Sugi (a), and Yurinoki (b).

005%にとると、頻度分布はほぼ正規分布をなすといえる。Fig. 5.1(b)はユリノキについての頻度分布である。ユリノキの場合、頻度分布はおおむね二つの山からなり、一つは正常材部である-0.030%付近と、もう一つは引張あて材部である-0.100%付近の集まりである。

引張あて材を含む3種の広葉樹(コハウチワカエデ、イヌシデ、ヤマサクラ)では、解放ひずみは傾斜樹幹の上側で大きな縮みの値となっており、いずれの個体も-0.15%~-0.20%もの大きな値を示した。一方、正常材部における解放ひずみは、0%~-0.03%程度の一定値となっていた。

5.3.2 繊維方向全収縮率

(a) 繊維方向全収縮率と解放ひずみ

Fig. 5.2 は、上記の3種の広葉樹(コハウチワカエデ、イヌシデ、ヤマサクラ)、および Chardin et. al. (1986) によるポプラ (Hybrid *Populus nigra* L. × *P. tremula* L.) についての、繊維方向全収縮率と解放ひずみとの関係である。縮みの解放が大きいほど、すなわち繊維方向の引張応力が大きくなるほど、繊維方向全収縮率は増加する傾向を示し、両者はほぼ原点を通る直線関係となった。

(b) G層の繊維方向収縮率の推定

前章で述べた方法によって、コハウチワカエデについて、木口断面における全視野に対するG層、木化層の面積率、および生材の繊維方向ヤング率を測定した。Fig. 5.3にそれらの円周分布を示す。G層面積率、ヤング率ともに、傾斜樹幹の上側で大きな値を示した。また、解放ひずみについても傾斜の上側の、円周状の角度310~30°の間で最大-0.2%の甚だしいピークを示した。それゆえ、これらの範囲には典型的な引張あて材が形成されていたと考えられる。前章と同様に、正常材部の4か所の測定点における測定値をもとにして、木化層のヤング率 E_L^* を推定した。 E_L^* の推定値は平均で13.3GPaとなった。ここで仮に、正常繊維における木化層のヤング率とG繊維における木化層のそれとが同じであるとすると、引張あて材部3か点における測定値から、G層のヤング率 E_L^G は平均で45.1GPaと推定される。この値は木化層のその約3倍程度であり、前章に報告したイタヤカエデを用いた推定値に一致した。

(c) G層が成熟過程で引張応力を発生することの可能性

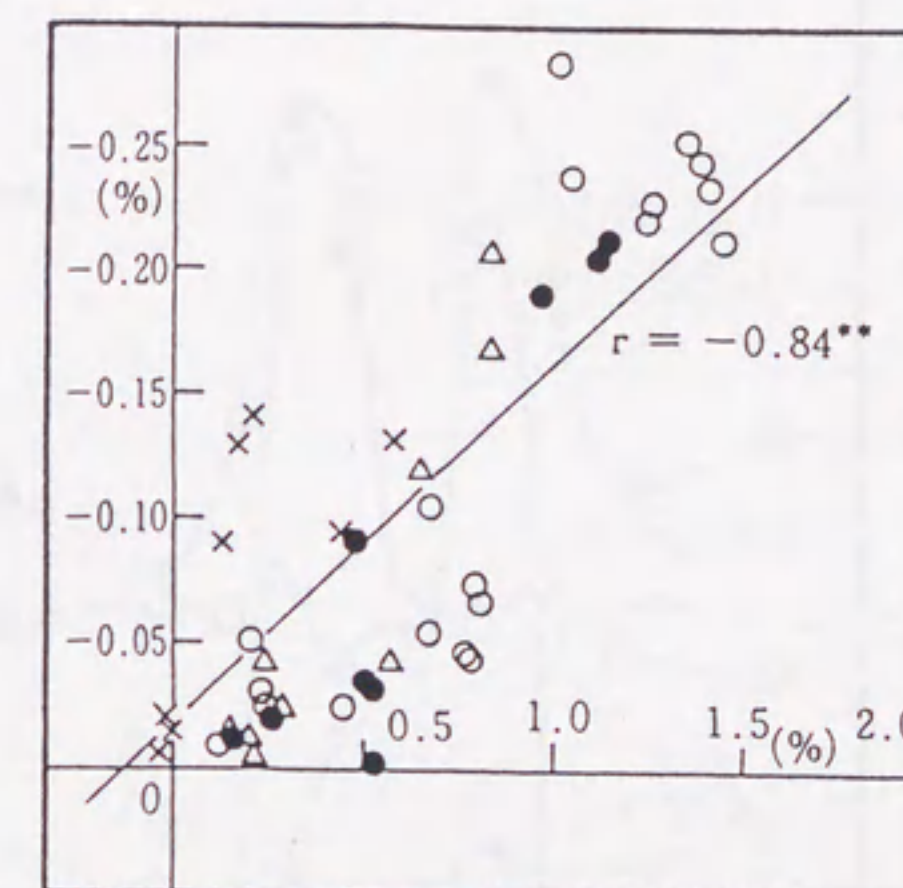
円周状の角度140、190、260、280°の4点(すなわち、正常材部)から採取した試験片の繊維方向全収縮率は、平均で-0.0048(-0.4800%)であった。一方、極めて大きい縮みの解放ひずみが測定された3か点(引張あて材部)より求めた繊維方向全収縮率は、平均で-0.0107(-1.07%)となった。

引張あて材を、G層と木化層との平板状サンドイッチモデルで近似すると、次式が得られる。

$$e = (t_s E_s \alpha_s + t_c E_c \alpha_c) / (t_s E_s + t_c E_c)$$

ここで、 $t_s=51.3\%$ および $t_c=9.14\%$ は、それぞれ強度のあて材部3か点における各層の面積率、 $E_s=13.3\text{GPa}$ 、 $E_c=45.1\text{GPa}$ はヤング率、 $e=-0.0107\%$ は上記3か点の繊維方向収縮率の平均値である。 α_s 、 α_c は各層の収縮率であり、ここでは未知数である。サフィックスS、Gはそれぞれ木化層、G層を示す。

Released strain in the L-direction.



Shrinkage in the L-direction
(oven drying).

Fig. 5.2. Relationships between shrinkage in the L-direction (green-oven drying) and released strains in the L-direction.

Legend: O; Poplar. ●; Kohachiwakaede.
Δ; Inushide. x; Yamazakura.

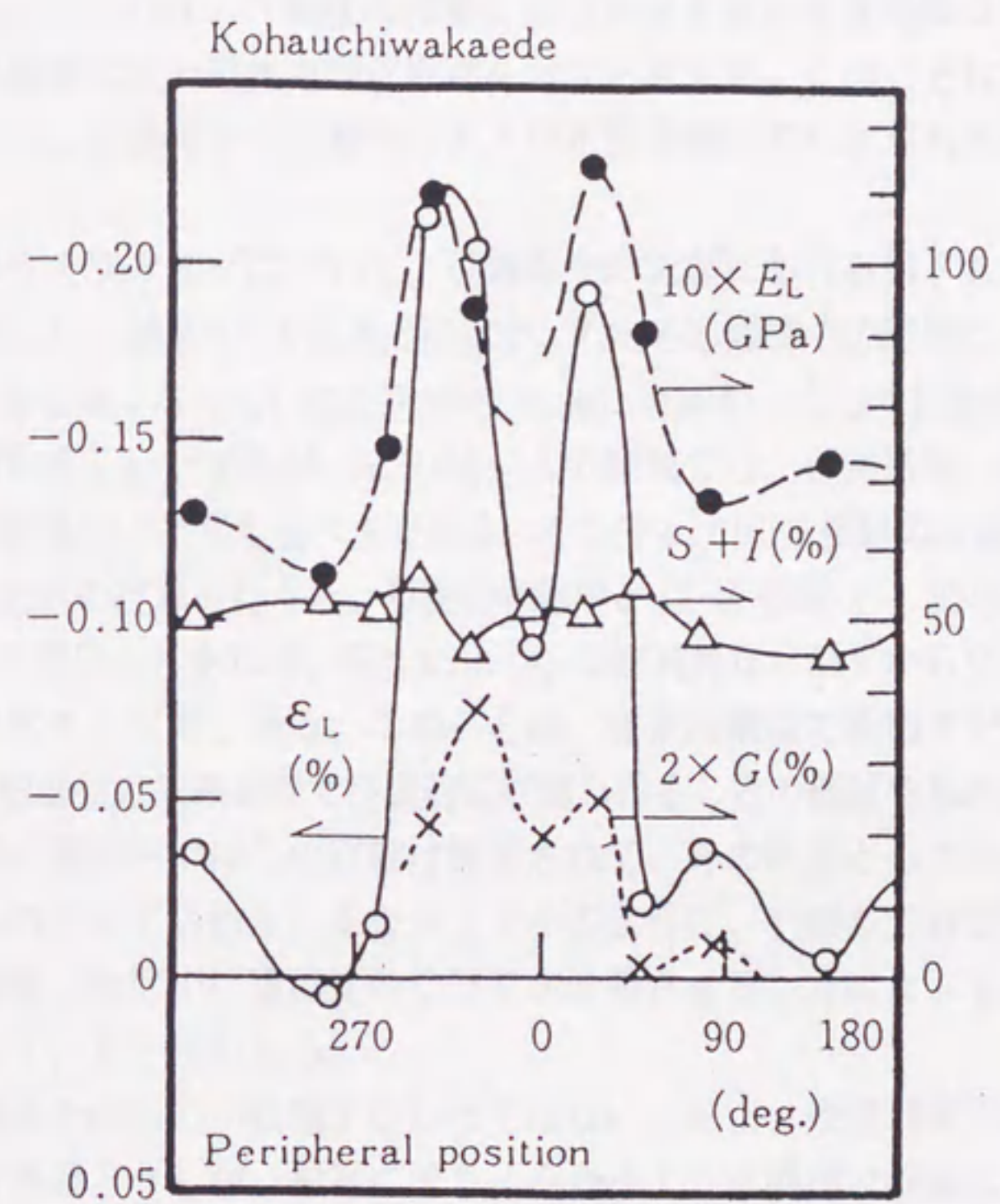


Fig. 5.3. Released strains in the L-direction and other functions around the periphery in a leaning stem of Kohauchiwakaede.
 Legend: ϵ_L ; Released strain in the L-direction (%).
 E_L ; Young's moduli in the L-direction (GPa).
 $S+I$; Fraction of crosscut area in S+I layer (%).
 G ; Fraction of crosscut area in G-layer (%).
 Note: Upper side is 0'.

Barber et. al. (1964)は、補強マトリックス理論に基づくモデル解析において、放湿の過程でCMFフレームワークはその長さ方向には収縮しないと考えた。そこで、上記方程式において $\alpha_0=0$ としたならば、G繊維中の木化層の収縮率は、 $-0.017(-1.7\%)$ と計算される。すなわち、G層が収縮しないと考えた場合、G繊維における木化層の収縮率は正常繊維のその3倍以上にもなってしまう。

Norberg et. al. (1966)は、G繊維のS2層におけるMFAが正常繊維のそれに比べてかなり大きいために、G繊維は高い繊維方向収縮率を示すと考えた。このことは上記の計算結果を支持するものであるが、G繊維中のS2層のMFAが正常繊維のそれよりも大きいというデータはない。

そこで、コハウチワカエデについて、G繊維中のS2層におけるMFAと正常繊維のそれとを実測により比較した。結果をTable 5.1に示す。むしろG繊維中のS2層におけるMFAは、正常繊維のそれよりも小さくなっていた。Barber et. al. (1964)、もしくはMeylan(1972)の細胞壁モデルによる計算が正しいとすれば、このMFAの領域では、正常繊維、G繊維ともにS2層の収縮率にほとんど差はないと考えるべきである。そこで α_0 が正常繊維の収縮率(-0.0048%)に等しいものとして上式の計算を行うと、G層の収縮率 α_0 は $-0.0203(-2.03\%)$ となる。この値は、木化層のその4倍以上にもなる。以上により、ほぼ純粋なCMFからなるG層は、放湿に伴って結晶軸方向に大きく収縮し得る。このことは、従来は剛直で極めて安定な結晶と考えられてきたCMFが、細胞壁の成熟過程で自発的に収縮し得ることの傍証を与えているとよい。もちろん、実際の樹幹内ではこの収縮は拘束されて、その結果としてCMFには大きな引張応力が発生するものと考えられる。またユリノキのように、引張あて材部にG繊維を形成しない樹種では、細胞壁二次壁中に高濃度のCMFを堆積させることによって、G繊維形成と同様な効果をもたらしていると思われる。

CMFの単結晶そのものが収縮するわけではないにせよ、放湿過程で長さ方向に連続して隣り合う単結晶の末端どうしが、相互に滑り込み合うような機構で収縮しようとする、と考えるのはあながちでたらめとも言えないだろう。細胞壁成熟過程でも同様な現象が生じているのであろう。その結果として、CMFは大きな引張応力を発生する。

Table 5.1. MFAs in S2 layer of tension and normal woods of kohauchiwakaede.

	Means (deg.)	Standard deviation (deg.)	n
Tension wood	23.1	2.18	32
Normal wood	27.2	3.38	32

5.3.3 解放ひずみと α セルロース量

スギ、ユリノキの双方とも、縮みの解放ひずみが大きい部位ほど α セルロース量は多くなっていた。また、MFAと α セルロース量との間には明確な負の相関関係が確認された。Fig. 5.4に、MFAと α セルロース量との関係を示す。同じ大きさのMFAで比較した場合、スギよりもユリノキの方が α セルロース量は大きくなっていた。

5.3.4 解放ひずみとMFAとの関係

Fig. 5.5には、スギおよびユリノキについてのMFAと解放ひずみとの関係を示す。繊維方向引張応力、 α セルロース量 (Fig. 5.4) の双方ともに、MFAの減少に伴って単調に増加する傾向を示した。また、 α セルロース量、引張応力ともにMFAに対する変化は、スギよりもユリノキの方が急峻であった。以上の結果は、MFAの減少とCMF量の増加との相乗作用が、繊維方向の大きな引張の成長応力の発生と増大に大きく関与しているということ、すなわち、CMFが細胞壁成熟過程で結晶軸方向に自発的に引張応力を発生するということを示唆している。

5.4 要約

本章では、正常材部や引張あて材部に発生する引張の成長応力の発生におけるセルロースミクロフィブリル (CMF) の寄与を考察した。ここでは、繊維方向収縮率、ミクロフィブリル傾角 (MFA) と繊維方向成長応力 (解放ひずみ) との関係について検討を加えた。結果をまとめると、以下ようになる。

(1) 引張あて材部にG繊維を形成する広葉樹では、繊維方向の引張の成長応力が大きくなるほど、すなわち繊維方向の縮みの解放ひずみが大きい部位ほど、繊維方向全収縮率は大きい。その原因は、引張の成長応力が増大する引張あて材部ではG層が厚くなるためであると考えられる。そして、G層の収縮率は木化層のその4倍程度であると推定された。以上は、従来は剛直で極めて安定な結晶と考えられてきたCMFが、細胞壁の成熟過程で自発的に収縮し得る構造を有しているということを示唆している。

(2) スギ、およびユリノキを用いた実測では、MFAが小さいところほど α セルロース量は大きくなっており、さらに繊維方向の引張の成長応力も増加する傾向にあった。また、スギよりもユリノキの方が、MFAの減少に対する α セルロース量の増加傾向、および繊維方向引張応力の増加傾向が急峻であった。以上の結果は、MFAの減少とCMF量の増加との相乗作用が、繊維方向の大きな引張の成長応力の発生と増大に深く関与しているということを示している。このことは、細胞壁成熟過程でCMFが結晶軸方向に自発的に引張応力を発生するということ、すなわち、"Cellulose Tension Hypothesis"に基づくメカニズムによって繊維方向の引張の成長応力が発生するということを示唆している。

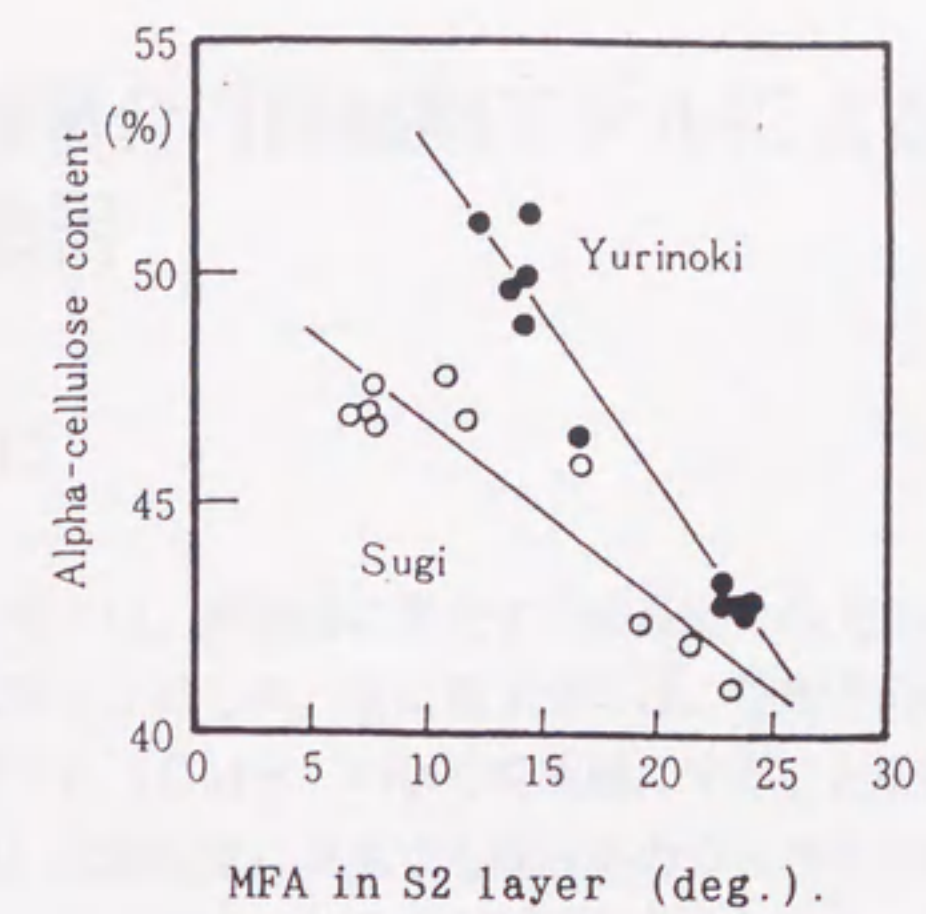


Fig.5.4. Relationships between MFAs in S2 layer and α -cellulose contents.

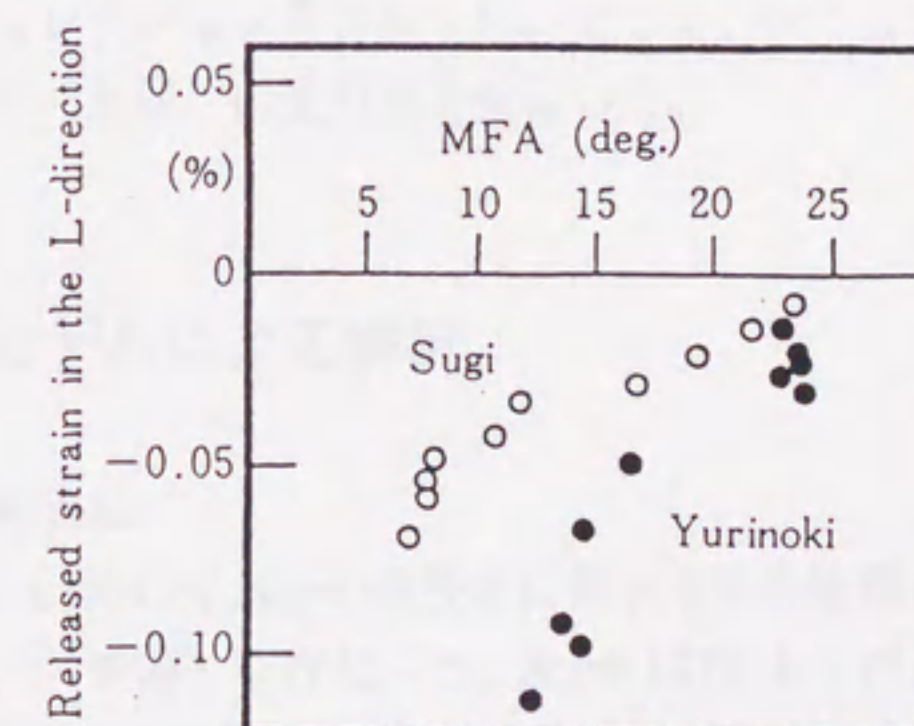


Fig.5.5. Relationships between MFAs in S2 layer and released strains in the L-direction.