 総 説

[木材学会誌 Vol. 64, No. 2, p. 45-58 (2018)]

心材形成研究の最近の進歩^{*1}

中田了五^{*2}

Recent Advances in the Study of Heartwood Formation^{*1}

Ryogo NAKADA^{*2}

Heartwood formation is an important feature both for the life of trees and for wood utilization by humans. It is unique to trees and can never be observed in herbaceous plants. The author reviews recent advances in the field of heartwood formation, which were achieved mainly in the first half of the 2010s, based on a lecture by the author in a symposium "Dynamics of Heartwood Substance", held at Nagoya in March 2016. It was jointly organized by the Research Groups on Wood Anatomy and Wood Properties, and on Extractive Utilization, of the Japan Wood Research Society. Recent progress in the study of heartwood formation has been remarkable while the number of published papers was not large. It can be expected that the field will develop rapidly in the near future by the application of novel approaches with innovative ideas.

Keywords: heartwood formation, cell death, water in wood, heartwood substance, ray parenchyma cell.

心材の形成は樹木特有の生命現象であり、樹木の生存戦略と人間による木材の利用の両面から重要性が高い。本稿では、2016年3月に開催された日本木材学会組織と材質研究会・抽出成分利用研究会合同シンポジウム「心材成分のダイナミクス」における筆者の講演を基に、2010年代前半を中心とした最近の心材形成に関する研究動向についてミニレビューを行う。報告された論文の数こそ多くはないが、心材形成に関する重要な成果が近年次々と得られて来ており、今後飛躍的な研究の発展が期待される。

1. はじめに

心材の形成は樹木特有の生命現象であり、心材の諸形質は樹木の生存と木材の利用に深く関わるため、林学・林産学では古くから心材形成について関心が持たれてきた。心材を一言で表現すると、樹木の樹幹の二次木部（木材）の内側で、辺材に比べて耐久性が高く色が濃く、生きた細胞が存在しない部分、となる¹⁾。多くの樹種で心材は辺材よりはるかに腐朽に対して強く、百年以上生存する樹木の樹体の支持に役立ち、木材利用面では菌害や虫害に対する安価な対策として心材を利用することができる。心材の色は木材の利用にとってかなり重要であ

^{*1} Received June 23, 2017; accepted October 21, 2017. A part of this study was presented at a symposium "Dynamics of Heartwood Substance", held at Nagoya in March 2016, jointly organized by Research Group on Wood Anatomy and Wood Properties and Research Group on Extractive Utilization, of the Japan Wood Research Society.

^{*2} 国立研究開発法人森林研究・整備機構森林総合研究所 林木育種センター北海道育種場 Hokkaido Regional Breeding Office, Forest Tree Breeding Center, Forestry and Forest Products Research Institute, Ebetsu, 069-0836, Japan

Corresponding author: R. Nakada (ryogo@affrc.go.jp)

り、例えばコクタン (*Diospyros* spp.) は心材が漆黒であるからこそ高級装飾材となりうる。心材の重要性から、心材の量、色、化学成分、耐久性、形成などについて多くの研究が行われ、その結果はこれまでも多くの総説・教科書で紹介されてきた²⁻⁶⁾。木材学会誌においても2010年代だけでも3つの心材の形成に関連する総説が掲載されている⁷⁻⁹⁾。心材の性質と形成と利用の研究は、生理学、組織学、解剖学、化学、生化学、遺伝学、利用学、加工学、保存学など木材に関する多岐にわたる学術領域にまたがっており、おのおのの細部に関する深い知識のみならず、総合的な「心材の理解」を要求される魅力的な学問分野である。

日本木材学会組織と材質研究会では、年に2回程度それぞれテーマを決めてシンポジウムを開催している。2010年秋には「心材の形成」¹⁰⁾、2016年春には「心材成分のダイナミクス」¹¹⁾と題して心材形成に関するシンポジウムをおこなった。2010年のシンポジウムでは8名の講師の講演に先立つシンポジウムの主旨説明の中で、筆者は「2010年代を心材形成研究の decade に!」というプロパガンダを掲げ心材形成研究の重要性と可能性を訴えた。2016年は抽出成分利用研究会との共催として、筆者によるイントロダクションに引き続き、放射組織を出た心材成分のアポプラスティックな移動・拡散・二次的变化について3名の講師に講演いただいた。本稿は、2016年のシンポジウムでの筆者の講演の内容を基にシンポジウム要旨¹²⁾を大幅に改稿したもので、心材形成に関する研究の最近の進歩とこれからの可能性についてのミニレビューである。果たして、2010年代は「心材形成研究の10年間」ということができるのだろうか。

2. 心材形成に関する研究トレンド

2.1 論文数でみる過去40年の心材研究トレンド

心材に関する研究トレンドを、出版された論文数の推移により考察する。出版された論文の検索は、農林水産省農林水産技術会議が傘下機関に提供する、Thomson Reuters社のWeb of Science (2016年10月からはClarivate Analytics社が運営)のCABデータベースより行った。CABデータベースはCABI (Centre for Agriculture and Biosciences International) が運営する農業と環境に関する科学文献データベースである¹³⁾。CABとはもともとはCommonwealth Agricultural Bureauxの略で、歴史を1910年まで遡ることができ、林学・林産関係ではCAB Forestry Abstractsの出版で有名である。

検索対象は、データベースに収録されている1973年から2015年に出版された英語で書かれた論文(データベースの「ドキュメントタイプ」が「Journal article」とし、林学・林産関係(データベースの「CABICODE」が「KK*」)のものとした。なお、CABICODEは各論文に複数指定でき、林学・林産関係以外の雑誌からも論文は収集されている。論文のタイトルおよび「topic」(タイトル、要旨、キーワード)に「heartwood」あるいは「heartwood formation」が含まれるものの数を出版年ごとに検索した(以下、それぞれを「タイトル」および「トピック」とする)。

2016年6月20日に行った検索で、1973年から2015年の期間中、林学・林産関係全590439件の論文の中で、「heartwood」をタイトルおよびトピックに含む論文はそれぞれ1169件および4482件みつかった。「heartwood formation」を検索語とした場合はそれぞれ100件および448件であった。検索語を「heartwood formation」とした場合年ごとのトレンドをみるためには数が少ないため、以下では検索語を「heartwood」とした結果について考察する。Fig. 1は出版年ごとの論文数の変遷である。トピックの数(Fig. 1破線、右目盛)で考察すると、1970年代半ばに年80件程度だった論文数は、1970年代終わりから1980年代はじめにかけ年50件程度に減少するものの、1990年代から順調に上昇し、2010年代前半は年150件以上と大きく増加している。しかし、1990年代からの上昇は科学界全体で論文を多数投稿・出版する傾向が強まった時期と一致している。

Fig. 1. The number of articles published in each year from 1973 to 2015 including “heartwood” in the title (solid line, left axis) and in the topic (dashed line, right axis) obtained from the forestry and forest products section in the CAB database.

そこで、林学・林産全体の論文数の推移とその中でトピックに“heartwood”を含むものの割合の増減を調べてみた (Fig. 2)。林学・林産学全体では1980年ころから論文数が急増し、1970年代から比べると2010年代初頭は実に6倍近い論文が1年に生産されたことがわかる (Fig. 2 実線, 左目盛)。その中でトピックに心材を含むものは2%弱から0.6%程度までに減少してしまったのである (Fig. 2 破線, 右目盛)。

心材研究トレンドをみてみると、木材の利用上極めて重要なはずの心材に関する研究はマイナーな分野であり、昔から細々と続けられてきた、ということがいえる。逆に考えると、心材形成に関する謎はほとんど解決されておらず未開拓な分野であり、新しい技術や方法を適用すれば大きな進歩を遂げる可能性が高く、画期的発見があれば林業・林産業に対して大きな貢献が可能である、ということができる。

2.2 「心材」研究の中身

次に、2.1で抽出した2010年代の「心材」研究の中身を調べてみた。対象としたのは2010年代に出版された、タイトルに“heartwood”を含む論文である。2010年から2015年に出版された全250件を7つ

Fig. 2. The number of articles published in each year from 1973 to 2015 in the entire forestry and forest products section (solid line, left axis) and the ratio (%) of articles of “heartwood” in the topic (dashed line, right axis) obtained from the CAB database.

のカテゴリーにわけて分類したものを Table 1 に示す。分類は論文のタイトルと要旨から筆者の判断でおこなった。一つの論文で Table 1 の複数のカテゴリーを目的としているものがあつたが、主たるカテゴリーに分類した。

抽出成分や抽出成分の利用についての報告が約半分を占めている。ここで、「抽出成分 (Table 1 の Heartwood extractives)」としたものは抽出成分を単離して新規の化学成分としての構造や化学的性質を調べた報告で、「成分利用 (Use of extractives)」カテゴリーに分類した論文は対象とする抽出成分の防腐・防虫性あるいは薬効などについての試験結果が多い。このことは、心材の抽出成分 (すなわち「心材成分」) の多様性が高く、まだ調べられていない樹種あるいは心材成分が多いという事実や、心材成分の成分利用の可能性が大きいことの現れであると考察できる。

次いで多い、「材質 (Wood quality)」カテゴリーは、材質形質の一つとして心材の量や質を取り上げているものや、機械的性質等の材質形質の心材と辺材での違い、環境や施業や遺伝の心材の諸形質への影響を調べているものである。「心材量 (Heartwood amount)」カテゴリーは、測樹学的な樹幹内での心材の分布や、心材の量の推定法、心材量の変動など、心材の量そのものに注目しているものである。「耐腐朽性 (Resistance to decay)」としたものは、耐蟻性を含め、木材の性質としての心材の耐腐朽性や辺材と心材の腐朽性の違いをみたものなどである。「他 (Others)」としたものは他の分類の中にいれられない様々な研究で、例えば、金属を心材木粉に吸着させる研究、心材のパルプ化について、心材を材料としたなんらかの前処理の木材乾燥への影響、林内の切り株の心材に存在する菌類などの報告を含んでいる。

「心材形成 (Heartwood formation)」としたものは心材形成メカニズムについての研究である。「心材形成」カテゴリーに分類していない論文でも、特に「材質」と「心材量」のカテゴリーの論文は心材形成メカニズムの考察に重要な示唆を与えるものが多いが、「心材形成」カテゴリーは研究目的が心材

Table 1. Categorizing 250 articles on “heartwood” published in the period from 2010 to 2015. These articles were extracted from the CAB database as including “heartwood” in the title from the forestry and forest products section.

Heartwood formation	Wood quality	Heartwood amount	Resistance to decay	Heartwood extractives	Use of extractives	Others
15	44	16	24	58	60	33

形成にあるものとし、15編の論文を選び出した¹⁴⁻²⁸⁾。15編のうち、5編^{17-20, 25)}は日本の研究グループによるものであり、2010年代前半の心材形成に関する論文の実に1/3が日本で行われた研究という結果になった。しかし、15編というのは同じ期間の林学・林産関係全166332件のたった0.009%である。前述のとおり、心材形成研究はマイナーな分野であり、研究成果が少ないことがわかるが、実はこの15編を始めとする2010年代の研究成果は極めて重要な成果が多く、2010年代前半は心材形成について実りの多い時期であったといえる(4節参照)。

3. 心材の形成

ここで、本稿の主役である心材について、特に本稿執筆にあたって前提となる心材の定義と心材形成についての筆者の考えを述べる。

心材の定義としては、IAWA (International Association of Wood Anatomists)²⁹⁾ およびその日本語訳である日本木材学会³⁰⁾ による定義、「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ふつうである。』³⁰⁾ が普遍的で妥当と考えられる。つまり、生きている細胞を含まない二次木部が心材であり、すなわち二次木部中の柔細胞の死が心材を定義している。

心材が形成される時に樹幹には様々な変化が生じるが、その変化を筆者は大きく四つにわけて考えている^{1, 10, 12)}。1) 放射柔細胞の死、2) 水分状態の変化、3) 心材成分の堆積、4) 細胞壁の変化、である。実際の樹幹の中では、心材形成のトリガー(4.1節参照)によってこれら四種類の現象が相互に関連しながら進行し、最終的に肉眼でも判別できるような心材を形成する。心材の特徴は種間の多様性が極めて高く、木材利用上で心材の特徴が樹種選択の鍵となることも多い。ここで、1) の細胞死は全ての心材を持つ樹木で共通しているが、3) の心材成分の量や質は種間で大きく異なり、2) や4) については種間多様性が存在すること自体は明らかなものの、研究対象とされている樹種がそもそも少なく全貌が明らかではない。細胞死以外の心材の様々な性質は、

種間差に加えて種内の個体間・個体内部位間での変異も大きく、育種すなわち遺伝的改良のターゲットともなっている。心材形成のメカニズムの解明により、心材の利点を伸ばし心材の欠点を解消するような心材形成のコントロールが可能となると期待される。

心材形成は樹幹内のどこで行われているのだろうか? 生立木を伐採し、樹幹軸に対して直交方向、すなわち横断面(木口面)で切断すると、切断後しばらくは、典型的辺材と心材の間に両者より白く見える帯状の部分がみえることが多い。日本ではこの帯状部分をしばしば白線帯と呼ぶ。白線帯を詳しく調べると、1) 白線帯の外側(典型的辺材と白線帯の境界付近)ではほとんどの放射柔細胞が核を持って「生きている」が、白線帯を心材に向かって内側に順番に調べて行くと放射柔細胞の生存率が低下し、白線帯と心材の境界で生存率は0となる、2) 白線帯は辺材(やしばしば心材)に比べ生材含水率が低い、3) 白線帯は心材色を呈さない、4) 心材成分量は白線帯から心材にかけて増加する、ことがわかる。すなわち、肉眼で白線帯とした部分は、辺材が心材に移行する部分と考えられ、この部分に対して「移行材」という用語が用いられる^{1, 7, 8, 30)}。多くの移行材は白い帯状、すなわち白線帯であるが、白く見えない移行材もあると考えられるため、心材形成の場所という意味では移行材という用語を用いることが適切であろうと考えられる。IAWA²⁹⁾ および日本木材学会³⁰⁾ の移行材の定義は「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。」³⁰⁾ である。移行材は、IAWA²⁹⁾ において英語では「intermediate wood」であるが、「transition zone」を使う著者がいて、近年では後者の使用例が多い。Hillis⁴⁾ のようにintermediate woodとtransition zoneを違うものとして記述している場合もあるが、多くの文献では同じものを指していると考えられ、本稿では両用語を上記定義による移行材として扱う。なお、日本語の「白線帯」に相当する英語は「white zone」とするのが妥当であろう³¹⁾。

4. 心材形成の謎

心材形成は樹幹の内方でいわばひっそりと進行する現象である。目の前の立木にすでに心材ができているのかどうか、心材の量がどのくらいあるのか、心材形成とはどの季節に起こっている現象なのか、など基本的な事柄ですら樹幹の外側からの観察では全くわからず、いわば謎に包まれた存在である。4節では、心材の形成に関しての謎をいくつか挙げ、

2010年代を中心に最近の研究成果をレビューする。なお、4節では2.2節のデータベース検索に由来していないもの、つまり、心材形成に深く関係しているながらタイトルやトピックに“heartwood”を含まないもの、または林学・林産関係以外の雑誌に発表されたものを加えている。

4.1 心材形成はなぜ起きる？

それまで辺材だった部分が、ある時から心材に変化する。この心材形成がいつ起きるかを定める、「心材形成のトリガー」については、古くから二つの考え方がある。ひとつは、放射柔細胞が死を迎えることが心材形成のトリガーであり、放射柔細胞の細胞死の活動の一環として心材成分の生成と放射柔細胞の周囲の道管要素、木部繊維、仮道管などからの水分の消失がある、という考え方である。別の言い方をすると、放射柔細胞には寿命があり、寿命がきたら死ぬので、死ぬ間際に心材を形成する、と考えるわけである。もう一つは、辺材の細胞が水分を失うことが心材形成のトリガーであり、乾燥によって放射柔細胞が死にいたることになり、細胞死の一過程において心材成分が形成されるという考え方である。環境条件が整えばまだまだ生きていられるが、何らかの制限要因、例えば周囲の仮道管の脱水による水分ストレスや形成層および師部から距離が離れることによる物質輸送の制限が柔細胞の死を招くと考えるわけである。この議論はいわば、鶏が先か卵が先か、の話のようであるが、心材形成については鶏と卵より明確な順番があっているはずである。

心材形成はなぜ起きる、の解明のためのアプローチの一つとして、心材形成過程を詳しくさまざまな角度からみる、ことが考えられる。半らは、2000年代から2010年代にかけ木部細胞の細胞死と心材形成について、二次木部における「細胞死」をキーワードに各種顕鏡法を駆使して研究を続けている^{18, 32-38)}。これら一連の研究は、放射柔細胞が死んで心材が形成されるときになにがおこっているか、仮道管の場合のように心材形成に関係ない（と考えられる）二次木部での細胞死とどう違うか、心材成分の合成と細胞が死に至る過程での細胞の変化の関係性、を細胞学的に詳細に明らかにしている。半らの研究は、様々な樹種を材料として、組織化学的な各種染色法を用いた光学顕微鏡法、蛍光色素や免疫染色を用いた蛍光顕微鏡法・共焦点顕微鏡法、細胞質や核を詳細に見るための透過型電子顕微鏡法といったイメージング（可視化）のための多様な手法を様々な組み合わせていることを特徴とできる。さらに、彼らは多くの論文において説明図を用いて彼らの観察した

複雑な事象をわかりやすく図示しており、読者の考察のために多大な役割を果たしていることを強調したい。

3節で心材が形成される時に起こる事象の一つとして「細胞壁の変化」をあげたが、マツの辺材が心材に変化する時に生じる放射柔細胞の二次壁の堆積は、もっとも顕著な細胞壁の変化であるということが出来る。世界中で重要な林業樹種を多く含む、針葉樹の代表的な分類群であるマツ科マツ属 (*Pinus*) の *Pinus* 亜節の樹種では、辺材では放射柔細胞は薄壁で脆いのに対し、心材形成に伴って二次壁が発達して木化・厚壁化する^{39, 40)}。Zheng et al.^{41, 42)} は、アカマツを材料に、偏光顕微鏡、ToF-SIMS（飛行時間型二次イオン質量分析法）、レーザーマイクロダイセクション、ガスクロマトグラフィーなど様々な分析機器・技術を駆使して、この古くから知られている現象を詳細に、観察・分析のオーダーをあげて観察した。年輪ごとや組織別の成分分析と放射柔細胞の二次壁の発達やリグニン分布の変化の解剖学的観察を同一試料で並行的に行い、心材形成と放射柔細胞における二次壁の堆積と細胞壁へのリグニン沈着が同時進行していることを解剖学的かつ定量的に示した Zheng et al. の研究は、新旧の技術を組み合わせる事象を詳細に検討することによってその事象についての深い理解が可能になることの好例であり、今後の心材形成研究のひとつの方向性を示すものではないかと考えている。

心材のさまざまな特徴は樹種ごとに異なり、このことは木材利用にとって樹種選択の動機となっている。モミ (*Abies firma*) は心材が白い淡色心材樹であり心材も腐朽しやすいが、だからこそ棺桶や卒塔婆に用いられるし、チーク (*Tectona grandis*) やオーク (*Quercus* spp.) やメープル (*Acer* spp.) が家具材に多用される原因の一つは心材色である。心材の性質の種特異性はすなわち心材形成に遺伝が深く関わっていることを意味する。種間差のみならず、種内にも遺伝変異が存在し、このことは心材の性質の遺伝的改良すなわち育種の可能性を意味する。Bito et al.⁴³⁾ はスギ (*Cryptomeria japonica*) の主要心材成分である2種のノルリグナン、セクイリンCとアガサレジノールのスギ精英樹クローン間での量的変異を調べた。アガサレジノールで3.5倍、セクイリンCで5倍、両者の構成比で2.5倍ものクローン間差が認められ、心材成分の生合成に関するクローン間の能力差が極めて大きいことがわかった。

21世紀の植物科学においては遺伝子研究の著しい発展をあげることに異論はないと思うが、樹幹の奥

でひっそりと進行する心材の形成についても例外ではなく、2010年代にも心材形成関連の遺伝子の研究が報告されている。ブラックウォールナット (*Juglans nigra*)⁴⁴⁾、スギ⁴⁵⁾、ポプラ (*Populus sieboldii* × *P. grandidentata*)³⁸⁾、ヨーロッパアカマツ (*Pinus sylvestris*)⁴⁶⁾ で、移行材や辺材での遺伝子発現が調べられてデータが蓄積され、心材形成とそれをコントロールする遺伝子の関係が徐々に明らかになってきた。多岐にわたる研究成果の詳細はそれぞれの論文を参照いただきたいが、ここでは、プログラム細胞死に重要な役割を果たしていると考えられている XCP 遺伝子が放射柔細胞の死がおこる移行材付近より外側の辺材でより高発現を示したこと³⁸⁾ と、移行材で特徴的な発現を示す遺伝子にはこれまで機能がわかっていない遺伝子が多かったこと^{44, 45)}、心材形成の季節性に関して重要な知見 (4.2節参照) が得られたこと⁴⁶⁾ を特筆したい。樹木が心材の形成を始めるまでには数年から数十年の期間と樹体の成長が必要であり心材形成に関する遺伝子研究は困難が伴うが、表現型の詳細な観察とともに遺伝子研究をさらに進めることにより心材形成メカニズムの理解が進むことが期待される。

以上述べたとおり、細胞学的挙動、細胞壁の変化、心材成分の生成、遺伝子発現などの様々な心材形成に関わる現象を詳細にみて行くというアプローチにより、新規技術を取り入れながら様々な方法で心材形成の詳細な観察の報告が行われたことを2010年代の成果とすることができる。

4.2 心材はいつできる？

日本など四季のある温帯では、シュートの伸長も形成層活動も冬季は停止する。樹木の生理的な活動の多くは低温である冬季は停止するか、春夏秋に比べて極めて緩慢に進行する。ところがこれまでに行われた研究では、心材の形成は様々な証拠から樹木の成長が停止する秋から冬にかけて進行すると考えられている^{5, 7, 47-53)}。

Nakada & Fukatsu¹⁹⁾ は、カラマツ (*Larix kaempferi*) の心材形成で生じる現象のうち、光学顕微鏡により細胞死、X線観察により水分分布、心材色により心材成分の堆積の季節変化を調べ、これらの変化の進行状況の組み合わせから、1) 仮道管の脱水による辺材の移行材化は一年中、2) 移行材中での細胞死は春から夏、3) 心材成分の堆積は秋から冬、に起きていると考えた。このことは心材形成といってもその中で生じている個々の現象は別々の季節に起こっていることを意味し、例えば細胞死のタイミングだけをみて「心材形成の季節性」を論

じることは適切ではないということを示すものである。また、この研究の結果からは、ある特定の場所を考えると、仮道管の脱水が最初に起こりそれに引き続いて他の心材形成の要素が起こっていくと考えられ、仮道管の脱水が心材形成のトリガーとなるという説が支持された。一方、この研究においては、カラマツの移行材の境界が明瞭であることを利用して、辺材/移行材境界と移行材/心材境界を肉眼で材色によって決定し、顕微鏡切片を採取する前に肉眼でマーキングした位置を顕微鏡レベルでも境界とし、それに基づいて全ての心材形成を論じている。心材形成の研究における困難のひとつとして、光学顕微鏡切片で心材色がわかりにくいことをあげることができる。さらに、カラマツの主要心材成分であるフラボノイドやアラビノガラクトンは無色の物質であり、心材の着色でこれらの心材成分の堆積の季節性を論じることは本来難しい。Nakada & Fukatsu¹⁹⁾ の結論を確定するにはさらなる研究が必要であるが、心材形成において起きている多様な事象を経時的に調べて総合的に考察することによって心材形成のメカニズムに迫ることが可能になった、ということができる。

4.1節でも取り上げたフィンランドのヨーロッパアカマツを材料とした Lim et al. の研究⁴⁶⁾ では、移行材と辺材から6月に抽出したRNAのRNA-Seqによる網羅的解析に引き続き、ヨーロッパアカマツの主要心材成分スチルベンと樹脂酸の合成関連遺伝子、マツの心材形成における放射柔細胞の二次壁の堆積に関与するリグニン関連遺伝子、エチレンやオーキシンのような心材形成に関わる植物ホルモン合成関連遺伝子、細胞死関連遺伝子など13の遺伝子について、月に一度1年間に及ぶサンプリングと定量RT-PCRによる発現量の定量が行われた。この結果、スチルベンは移行材で合成され心材に拡散するが、樹脂酸は辺材で合成されて心材まで輸送されると考えられた。また、心材形成の時期について、樹脂酸は早春(4月がピーク)に合成され、次いで春から夏までスチルベンの合成があり、成長が停止した秋に移行材でのプログラム細胞死がおこり、11月には全てが終了する、そして樹幹の乾燥した部分の最外部(すなわち新生の移行材)は夏に形成される、と論じている。彼らの研究結果は、心材形成は要素ごとに生じている季節が異なるという Nakada & Fukatsu¹⁹⁾ の議論を支持するものであり、さらに心材成分についても種類によって合成時期に違いがあることを示している。また、これらの結果は心材形成の要素ごとの季節性の詳細は樹種によって異なる

ことを示唆するものである。

ここで強調したいのは、ある特定の場所が辺材から心材に変化するときに起こっている様々な事象を時間軸上に並べて考察することの心材形成研究における重要性である。3節のとおり、心材形成とひとくちでいってもそこでは実はいろいろなことがおきている。心材が形成される時に起こる事象はそれぞれに関連しながら進行していくと考えられるが、この際にある程度順番があると考えられることができる。この心材形成における順番を考察することが心材形成メカニズム解明のためにとるべきアプローチのひとつではないだろうか。

Nakaba et al.⁵⁴⁾ はスギの新鮮な辺材から切り出した材料をゆっくり乾燥することによって生じた心材の形成過程を観察した。この研究は、乾燥に伴う放射柔細胞の細胞死の過程を詳細に観察しながら、心材成分（アガサレジノール）の量の変化を時間軸にそって定量して比較している点で重要な成果といえる。また、Nakaba et al.⁵⁵⁾ は、スギ生立木の辺材に傷害を与え、その結果生じる細胞死と変色材の形成について時間軸に沿った変化の詳細な解剖学的観察を行い、早材と晩材で放射柔細胞の細胞死のパターンが異なっていることを明らかにした。これらの、いわば人工心材の研究は通常的心材形成とはさまざまな面で違いがあると考えられるものの、インタクトな心材形成の研究とともに今後も進めていく必要がある。

心材はどの季節に形成されているのかを検討した研究、あるいは人工的な心材形成の誘導実験の研究において、細胞死・水分減少・心材成分生合成など心材形成における多様な事象を時間軸に沿って整理して考察したことも2010年代の大きな成果とすることができる。

4.3 心材の水はどこからきた？

スギは日本を代表する林業樹種であるが、欠点のひとつとして wetwood⁸⁾（高含水率心材）の存在とそのため心材の含水率の大きな変動が存在することが挙げられる^{8, 53)}。スギは明瞭な移行材をもち、移行材は樹幹の部位を問わず辺材と心材の間に存在⁵³⁾するので、心材は過去一度は移行材であったと考えられる。移行材の早材仮道管のほとんどは内腔から水を失って^{53, 56)}低い含水率状態にあることから、スギなどの wetwood をもつ樹種では、心材に存在する水は心材が形成されて以降あるいは心材の形成と同時にどこからやってきたものであることがわかる。心材の水はいったいどこを由来として樹幹のどこを通過して心材に入ったものなのであろう

か？色のついた水の入ったバケツに伐採直後の葉のついたままの木の元口をつけしばらく放置すると、蒸散に伴って辺材中を水分が移動し辺材は放置時間に応じた高さまで色がづくのに対し、心材では色素の拡散や毛管現象で切り口付近を染める程度である。このことは、根から葉に至る水分通道、すなわち土壌・植物・大気連続体（Soil-Plant-Atmosphere-Continuum, SPAC）から心材が切り離されていることを意味する。

一方、スギやトドマツ（*Abies sachalinensis*）や *Abies concolor* といった、wetwood がよく発達する樹種では、心材に含まれるカリウムの量と心材の含水率に正の相関関係が認められることが知られている⁵⁷⁻⁶⁰⁾。心材含水率が高い個体では心材におけるカリウム量が辺材のそれよりかなり多く、このことから心材中のカリウムは心材形成とほぼ同時または心材形成が終了してから心材に移動してきたと考えられる。このカリウムの心材への集積のメカニズムはこれまで不明であった。Okada et al.^{20, 61)} は、植物の構成成分として常在するカリウムの代わりに、カリウムに化学的性質が似ていて自然界での存在量がかなり少なく、かつ中性子照射によって放射化するルビジウムを用いて、カリウムの心材への移動について研究した。水溶液として辺材に注入したルビジウムは、注入から10日後には心材から検出され、200日後には辺材より心材での含有率が明らかに高く、これらのことから濃度勾配による拡散でルビジウムが心材に移動したのではなく、ルビジウム（そしてカリウム）は放射組織により能動的に辺材から心材に輸送されたと考えられた。2011年の東日本大震災に伴って福島第一原子力発電所から拡散した放射性セシウム（セシウムはカリウムやルビジウムと化学的性質が似ている）がスギの心材から見つかった⁶²⁾ことはこの結果を支持するものである。

カリウムが辺材から心材に能動輸送されることはわかった。カリウムが移動する際に水溶液として水と一緒に移動すると考えると、移行材は水の存在が少なく、針葉樹では早材仮道管のほとんどは水分を失っている^{53, 56)}ので、辺材から心材への仮道管間での水移動は考えにくい。そこで、放射組織、特に細胞間隙が有力な候補となる。細胞間隙はいわばただの穴であり、通水に関わる抵抗が放射柔細胞間より小さいと考えられ、しかも樹幹内で放射方向および軸方向に巨大なネットワークを形成している⁶³⁾ことから有力な候補である。しかし、2010年代の成果は放射組織経由の水分移動に否定的な証拠を示した。Nagai & Utsumi¹⁷⁾ はスギの放射組織を接線面

で cryo-SEM 観察し、放射柔細胞には辺材では水が多量に存在するものの、移行材では水が徐々になくなっていくことを報告した。細胞間隙にいたっては辺材ですでに水が存在せず、移行材でも空洞であった。ところが、含水率が高い（水が多い）心材では放射柔細胞の内腔にも細胞間隙にも空隙を埋め尽くす水分が観察された。Barnard et al.⁶⁴⁾ は辺材の放射方向の水分通道性を調べ、辺材において放射方向の水分移動は極めて少ないことを報告している。

これらのことは、心材形成に伴うカリウムの辺材から心材への移動によって、辺材から心材への水供給のための駆動力が与えられるものの水供給のための通路が閉ざされている（放射組織細胞間隙や移行材の放射組織細胞内腔については開いているが活用されていない）ということの意味する。すなわち心材への水移動についてはさらに混迷が深まった訳であるが、新しく否定的な事実がわかったこと自体が大きい進歩であるということが出来る。

2010年代の成果により心材水分については謎が深まってしまったが、このことは辺材中も含み樹幹内の水分移動についてより理解を深める必要があるということである。1 個体の中でのミクロな水移動からスケールをマクロに振って他の分野に目を向けると、近年、植物に対する気候変動の影響への懸念から樹木の水分生理に関心が高まり⁶⁵⁾、2000年代から2010年代にかけて樹液流に関する研究が急速な発展を遂げている⁶⁶⁾。別のアプローチとしては、近年普及が著しい誘電土壌水分計を樹幹に応用し、生立木の樹幹含水率を連続計測する試みも行われている⁶⁷⁾。また、気候変動への懸念は心材形成研究にも影響し、水分環境の変化が心材形成にどのような影響を与えているかについての研究が世界各地で行われるようになってきた²¹⁻²³⁾。樹幹の水分状態の変化は心材形成のひとつの要素であり、辺材の水分状態とその変化を測定する技術は心材形成の研究にとって重要なツールになる。樹液流や樹幹含水率の連続計測は分単位で測定が可能な実験系を利用しており、高い時間解像度で24時間データ収集を継続できることはこれらの実験系の大きな利点であろう。

4.4 心材成分はどうやって拡散する？

心材成分は放射柔細胞の細胞死の過程の中で生合成されたのち、周囲の仮道管や道管や木部繊維の細胞壁に堆積・沈着する。心材成分が放射柔細胞から周囲の組織へ拡散・堆積・沈着することにより心材の耐腐朽性が生じるのである。しかし、4.3節のとおり針葉樹の移行材の早材仮道管内腔には水が存在せず空隙となっており、放射柔細胞から仮道管に分

野壁孔から移動した心材成分がどのように細胞内を拡散するのかについての情報は無い。また、広葉樹では相当な割合の木部繊維が放射柔細胞と直接接していない場合があることが報告されており⁶⁸⁾、このことは心材成分が死細胞から死細胞へ移動していることを意味する。心材成分の移動のメカニズムは大きな謎である。

心材成分の移動拡散メカニズムを知るための第一歩が詳細な観察である。張ら⁶⁹⁻⁷¹⁾ は辺心材境界が明瞭で濃い心材色を持つネムノキとアカシアマンギウムを材料として、各種の顕微鏡を用いて心材成分の移動拡散の様相を検討した。まず、心材成分は心材中で不均一に分布していることがわかり、また、放射柔細胞から心材成分が隣接細胞に移動している様子が捕らえられた。次に、心材成分の移動経路は様々であることがわかった。木部繊維間の壁孔対を介して心材成分の移動が明らかな場合と壁孔壁を超えない（隣の細胞に移動しない）場合が鮮やかに観察された。壁孔壁を超えられるか否かは個々の壁孔の性質、壁孔口のサイズと形、壁孔壁の性質（壁の欠損や壁上の堆積物の存在など）に依存する可能性が示唆された。さらに、放射柔細胞で合成された心材成分の細胞外への移動の経路として、柔細胞に隣接する木部繊維への柔細胞-木部繊維間の壁孔対經由の他に、放射柔細胞から細胞間隙へと繋がる盲壁孔を通じて細胞間隙に心材成分が移動しており、心材成分は樹幹内に伸びる細胞間隙ネットワークを利用して移動拡散していると考えられた。

心材成分を単離すると無色であることが多い。濃色の心材色を持つ樹種でも、肉眼でははっきりとわかった心材色は顕微鏡切片にするとわからなくなることが多い。そこで心材成分のイメージング技術が重要になる。上述の張らは濃色の心材成分の光学顕微鏡観察とフェノール系の心材成分の硫酸鉄染色-透過型電子顕微鏡観察をおこなっている。Kuroda et al.^{25, 72)} は、ToF-SIMS（飛行時間型二次イオン質量分析法）を用いて、スギの主要な心材成分の一つであるフェルギノールの分布をみた。Kuroda et al. の用いた ToF-SIMS システムは Cryo-SEM と連結されており、心材形成における水分状態の変化と心材成分の分布の直接比較に成功した。

心材成分が無色あるいは淡色である場合、自家蛍光をもっていたり、あるいは何らかの方法で染色すれば光学顕微鏡による観察が可能となる。このような組織化学的手法を用いた解剖学による心材形成研究では、見ているものがどの心材成分であるのかを知る必要がある。複数の心材成分の分染が可能であ

れば、異なる心材成分の形成の順番を知ることができる。心材形成における細胞内容物の変化と心材成分の出現や拡散の様子の並行的な観察も可能となる。2010年代にはこの分野での進歩が見られた。河西ら^{73, 74)}は、カラマツの主要心材成分であるフラボノイドを染める組織化学的手法について丁寧な実験を行い、カラマツ切片でフラボノイド（主としてタキシホリン）を蛍光顕微鏡を用いて観察するための染色法を開発し、フラボノイドが放射組織から拡散していく様子やフラボノイドがさらに変化する様子を観察することに成功した。

心材形成メカニズムの解明のためのひとつのアプローチとして、心材の定義である細胞死の可視化と、心材のいろいろな性質をもたらすいわば心材の主役である心材成分の可視化の融合と統合を挙げたい。様々な樹種を材料に Nakaba et al.^{18, 32-38)} のような細胞死の過程の詳細と河西ら^{73, 74)} の心材成分の分布可視化を同一試料（もしくは隣接試料）で成し遂げることは心材形成メカニズムの理解への大きな前進となるであろう。この際には、時間経過・季節変化にそった観察により、心材形成を時間軸上で考察することが重要となるであろう。これに加えて、心材形成において進行する遺伝子発現の情報を統合することができればさらに大きな研究の進展を図ることができるだろう。

4.5 心材成分はなぜ減る？

木材学の教科書には心材成分の樹幹内放射方向分布の図が掲載され、木材の抽出成分のうちで特に心材に顕著に存在する成分を「心材成分」（または「心材物質」）と呼ぶことについての解説がある。たとえば、梅澤⁷⁵⁾ はヒノキでヒノキニンが辺材ではほとんど検出されないのに辺材と心材の境界付近で激増する図を示している。しかし、心材中での分布パターンに目をむけるとヒノキニンは心材外側から髄にむかって減少している。この心材成分が髄にむかって減少する現象はヒノキニンに限ったことではなく、様々な樹種の様々な心材成分でこの現象が知られている。この現象については二種類の解釈が可能である。ひとつはかつて髄付近が心材になったときは心材成分の合成が少なかったというものであり、もうひとつは心材成分が心材中で変性または分解しているというものである⁴⁾。カラマツ属ではこの現象が顕著であり、Hillis⁴⁾ や笹谷⁷⁶⁾ はそれぞれウェスタンラーチ (*Larix occidentalis*) とカラマツについて、心材外層で2%弱のタキシホリンが髄付近ではわずか0.2-0.3%に減るという図を示している。また、Côté et al.⁷⁷⁾ は他の針葉樹からカラマツ属を特

徴付ける心材成分であるアラビノガラクトランのヨーロッパカラマツ (*Larix decidua*) における樹幹内放射方向分布を示しているが、心材最外層（辺材/心材境界付近）で8%であったアラビノガラクトラン含有量が樹幹内側に向けて急減し、辺材/心材境界から10年輪内側ではわずか1%になることを報告している（なおこのデータでは髄付近で再び6%に増加する）。ただし、すべての心材成分が心材外側に比べ心材内側で少ないわけではなく、梅澤⁷⁵⁾ が示したヒノキニン分布の元データである Takaku et al.⁷⁸⁾ の報告では、ヒノキニンのほかに、心材中での含有量の変化が小さくむしろ髄付近で増えているヒノキレジノールの分布も示されている。このことは心材成分の種類によって放射方向分布パターンが異なることを意味する。

この心材成分はなぜ減る？という疑問に対する一つの答えが2010年代に得られた。築瀬ら^{79, 80)} は、スギの主要心材成分であるノルリグナン（アガサレジノールとセクイリンC）について、人工的に添加したペルオキシダーゼによる酸化重合が起こること、心材からノルリグナン重合分画が抽出可能でこれがアガサレジノールとセクイリンCの共重合物であること、モデル重合物と天然重合物の構造解析を行い二量体三量体のみならず六量体までの重合物が存在すること、を明らかにした。これはスギ心材からのノルリグナン重合物の単離の初めての報告であり、心材成分は心材中で酵素反応による重合を起こしうること示す結果である。このように、心材成分は放射柔細胞で合成され仮道管へ移動拡散したのちに二次的な変化を起こす。単量体ノルリグナンは二次的な変化で減少するため、ノルリグナン放射方向変動をみると髄に向かって減少するグラフとなるが、その実はノルリグナンは重合物として心材に存在し心材の特徴をもたらす。築瀬らが明らかにした重合のほかにさまざまな化学修飾や分解を含んだ心材成分の二次的な変化が生じている可能性が考えられるが、このことは生細胞を含まない樹木の内側の「死んだ」部分である心材において心材成分が「動いている」ことを意味する。この2010年代の成果を端緒に、ノルリグナン重合物の構造決定とその心材の性質への関わり、重合における心材中の酵素の役割、酵素反応以外の心材成分の重合・変性などについて、「心材成分の動き」に関する研究が発展することが望まれる。

5. おわりに

4節で論じた心材形成の謎は相互に関連してい

る。心材形成の季節性、心材水分の由来と経路、心材成分の移動拡散メカニズム、心材成分の二次的变化、これらの個々の謎の解明とその統合こそが、心材形成メカニズムの解明そのものであり、心材形成はなぜ起こる、という謎の答となるであろう。心材の色は家具や建築用造作・化粧材における見た目に直結して「目のための利用」に役立つ。心材の耐腐朽性は普段目に触れない建築構造材としての「見えないところへの利用」を後押しできる。論文の数で判断すると林学・林産学の中ではマイナーである心材形成研究であるが、心材形成メカニズムの解明とその結果得られるであろう心材形成の人為的コントロールは、木材の利用を強く後押しするものとなるであろう。サステナブルな社会の構成要素としての林業と木材利用に対し、心材形成研究の果たしえる役割は大きい。

4.4節と4.5節で述べた心材成分の移動・拡散・二次的变化は、生細胞の存在しない心材での現象である。3節のとおり心材形成は移行材で進行する現象と考えられてきたが、2010年代の成果により「心材形成は移行材で始まり心材で継続する」と修正する必要があるかもしれない。2000年代から2010年代に明らかとなってきたこのような「心材成分のダイナミクス」^[11]は、樹木の進化の結果の獲得形質としての心材の存在について、木材利用における材質としての心材の諸形質について、さらに心材成分利用における抽出成分の抽出法や品質管理にとって、有益な考え方となるであろう。

2010年代を総括するにはまだ3年あり、可能性は皆無ではないものの、心材形成関連の論文数が激増することはないだろう。「2010年代が心材形成の10年間になる」、とすることはどうも難しいようである。しかし、数はともかく、2010年代には本稿でレビューしたとおり重要な成果がいくつも得られている。さらに、心材形成メカニズム解明の鍵となるであろう、放射柔細胞の細胞死や心材成分の生成・移動を可視化する顕微鏡技術と樹幹内の水分状態を高い時間解像度で1年を通して連続観測する技術が2010年代に大きく発展し実用化された。心材形成における心材成分の移動・拡散や生細胞の存在しない心材における心材成分の二次的变化、つまり「心材成分のダイナミクス」に関しては、2010年代に提案された新規なパラダイムということができる。このような背景のもと、来たる2020年代に心材形成メカニズムの研究が飛躍的に発展することに対して、本稿が寄与できることを願う。

謝 辞

本稿の基となった日本木材学会組織と材質研究会・抽出成分利用研究会合同シンポジウム2016「心材成分のダイナミクス」の共同オーガナイザーであり本稿にもご意見をいただいた名古屋大学・今井貴規博士、同シンポジウムの講演者である森林総合研究所・張 春花博士、元名古屋大学・河西優衣氏、元名古屋大学・梁瀬 優氏、また本稿の執筆を強く勧めていただき本稿にご意見をいただいた東京農工大学・船田 良博士、京都大学・梅澤俊明博士に謝意を表する。本稿はJSPS 科研費2645024, 17K07882の助成を受けたものである。

文 献

- 1) 中田了五, 船田 良: 心材の構造と形成. “木質の形成 バイオマス科学への招待 第2版”, 福島和彦, 船田 良, 杉山淳司, 高部圭司, 梅澤俊明, 山本浩之編, 海青社, 大津, 2011, pp. 117-124.
- 2) Shigo, A.L., Hillis, W.E.: Heartwood, discolored wood, and microorganisms in living trees. *Ann. Rev. Phytopathology* 11, 197-222 (1973).
- 3) Bamber, R.K., Fukazawa, K.: Sapwood and heartwood: a review. *For. Abst.* 46(9), 567-580 (1985).
- 4) Hillis, W.E.: “Heartwood and tree exudates”, Springer Verlag, Berlin, etc., 1987.
- 5) Magel, E.A.: Biochemistry and physiology of heartwood formation. “Cell and Molecular Biology of Wood Formation”, Savidge, R.A., Barnett, J.R., Napier, R. ed., BIOS Scientific Publishers, Oxford, 2000, pp. 363-376.
- 6) Taylor, A.M., Gartner, B.L., Morrell, J.J.: Heartwood formation and natural durability—a review. *Wood and Fiber Sci.* 34(4), 587-611 (2002).
- 7) 今井貴規: 心材形成の化学. 木材学会誌 58(1), 11-22 (2012).
- 8) 中田了五: 樹木のwetwood 現象と定義. 木材学会誌 60(2), 63-79 (2014).
- 9) 黒田克史: 木部における柔細胞の役割 物質移動と心材形成. 木材学会誌 61(3), 131-135 (2015).
- 10) 中田了五編: “日本木材学会組織と材質研究会 2010秋のシンポジウム—心材の形成—要旨集”, 日本木材学会組織と材質研究会, 2010. <http://>

- www.jwrs.org/kenkyu/wa_wp/resources/2010abstract.pdf 2017年6月25日参照.
- 11) 中田了五, 今井貴規編: “日本木材学会組織と材質研究会・抽出成分利用研究会合同シンポジウム2016 心材成分のダイナミクス”, 日本木材学会組織と材質研究会・抽出成分利用研究会, 2016. http://www.jwrs.org/kenkyu/wa_wp/resources/2016spring/abstract_web.pdf 2017年6月25日参照.
 - 12) 中田了五: 心材成分ができるときー心材形成を巡る謎と新しいアプローチー. “日本木材学会組織と材質研究会・抽出成分利用研究会合同シンポジウム2016 心材成分のダイナミクス”, 中田了五, 今井貴規編, 日本木材学会組織と材質研究会・抽出成分利用研究会, 2016. pp.1-1 - 1-6. http://www.jwrs.org/kenkyu/wa_wp/resources/2016spring/abstract_web.pdf 2017年6月25日参照.
 - 13) CABI: 2016, <http://www.cabi.org/> 2016年11月27日参照.
 - 14) Câmpu, R.V.: Research concerning the development of red heartwood and its influence on beech wood sorting. *Bulletin of the Transilvania University of Brasov, Series II-Forestry, Wood Industry, Agricultural Food Engineering* 3(52), 11-16 (2010).
 - 15) Jelonek, T., Pazdrowski, W., Tomczak, A., Jakubowski, M.: Dynamics of heartwood formation in European larch (*Larix decidua* Mill.) in terms of age and variation in social tree position in the stand. *Annals of Warsaw University of Life Sciences-SGGW, Forestry and Wood Technology* No. 71, 336-341 (2010).
 - 16) Song, K., Liu, B., Jiang, X., Yin, Y.: Cellular changes of tracheids and ray parenchyma cells from cambium to heartwood in *Cunninghamia lanceolata*. *J. Tropical For. Sci.* 23(4), 478-487 (2011).
 - 17) Nagai, S., Utsumi, Y.: The function of inter-cellular spaces along the ray parenchyma in sapwood, intermediate wood, and heartwood of *Cryptomeria japonica* (Cupressaceae). *Am. J. Bot.* 99(9), 1553-1561 (2012).
 - 18) Nakaba, S., Yamagishi, Y., Sano, Y., Funada, R.: Temporally and spatially controlled death of parenchyma cells is involved in heartwood formation in pith regions of branches of *Robinia pseudoacacia* var. *inermis*. *J. Wood Sci.* 58(1), 69-76 (2012).
 - 19) Nakada, R., Fukatsu, E.: Seasonal variation of heartwood formation in *Larix kaempferi*. *Tree Physiol.* 32(12), 1497-1508 (2012).
 - 20) Okada, N., Hirakawa, Y., Katayama, Y.: Radial movement of sapwood-injected rubidium into heartwood of Japanese cedar (*Cryptomeria japonica*) in the growing period. *J. Wood Sci.* 58(1), 1-8 (2012).
 - 21) Reyes-García, C., Andrade, J.L., Simá, J.L., Us-Santamaria, R., Jackson, P.C.: Sapwood to heartwood ratio affects whole-tree water use in dry forest legume and non-legume trees. *Trees* 26(4), 1317-1330 (2012).
 - 22) Beauchamp, K., Mencuccini, M., Perks, M., Gardiner, B.: The regulation of sapwood area, water transport and heartwood formation in Sitka spruce. *Plant Ecol. Diversity* 6(1), 45-56 (2013).
 - 23) Chan, J.M., Raymond, C.A., Walker, J.C.F.: Development of heartwood in response to water stress for radiata pine in Southern New South Wales, Australia. *Trees* 27(3), 607-617 (2013).
 - 24) Sousa, V.B., Cardoso, S., Pereira, H.: Ring width variation and heartwood development in *Quercus faginea*. *Wood and Fiber Sci.* 45(4), 405-414 (2013).
 - 25) Kuroda, K., Fujiwara, T., Hashida, K., Imai, T., Kushi, M., Saito, K., Fukushima, K.: The accumulation pattern of ferruginol in the heartwood-forming *Cryptomeria japonica* xylem as determined by time-of-flight secondary ion mass spectrometry and quantity analysis. *Ann. Bot.* 113(6), 1029-1036 (2014).
 - 26) Dunisch, O., Latorraca, J.V. de F.: The assimilate partitioning importance for heartwood extractives formation in *Robinia pseudoacacia* L. of different ages. *Floresta e Ambiente* 22(3), 400-407 (2015).
 - 27) Miranda, I., Gominho, J., Pereira, H.: Heartwood, sapwood and bark variation in coppiced *Eucalyptus globulus* trees in 2nd rotation and comparison with the single-stem

- 1st rotation. *Silva Fennica* **49**(1), 1141 (2015).
- 28) Moniodis, J., Jones, C.G., Barbour, E.L., Plummer, J.A., Ghisalberti, E.L., Bohlmann, J.: The transcriptome of sesquiterpenoid biosynthesis in heartwood xylem of Western Australian sandalwood (*Santalum spicatum*). *Phytochem.* **113**, 79-86 (2015).
- 29) IAWA (Committee on Nomenclature, International Association of Wood Anatomists): "Multilingual Glossary of Terms Used in Wood Anatomy", Verlagsanstalt Buchdruckerei Konkordia Winterthur, 1964.
- 30) 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).
- 31) Nobuchi, T., Harada, H.: Physiological features of the 'white zone' of sugi (*Cryptomeria japonica* D. Don) -cytological structure and moisture content. *Mokuzai Gakkaishi* **29**(12), 824-832 (1983).
- 32) Nakaba, S., Sano, Y., Kubo, T., Funada, R.: The positional distribution of cell death of ray parenchyma in a conifer, *Abies sachalinensis*. *Plant Cell Rep.* **25**(11), 1143-1148 (2006).
- 33) Nakaba, S., Yoshimoto, J., Kubo, T., Funada, R.: Morphological changes in the cytoskeleton, nuclei and vacuoles during cell death of short-lived ray tracheids in the conifer *Pinus densiflora*. *J. Wood Sci.* **54**(6), 509-514 (2008).
- 34) Nakaba, S., Kubo, T., Funada, R.: Differences in patterns of cell death between ray parenchyma cells and ray tracheids in the conifers *Pinus densiflora* and *Pinus rigida*. *Trees* **22**(5), 623-630 (2008).
- 35) Nakaba, S., Kubo, T., Funada, R.: Nuclear DNA fragmentation during cell death of short-lived ray tracheids in the conifer *Pinus densiflora*. *J. Plant Res.* **124**(3), 379-384 (2011).
- 36) Nakaba, S., Begum, S., Yamagishi, Y., Jin, H.O., Kubo, T., Funada, R.: Differences in the timing of cell death, differentiation and function among three different types of ray parenchyma cells in the hardwood *Populus sieboldii* × *P. grandidentata*. *Trees* **26**(3), 743-750 (2012).
- 37) Nakaba, S., Sano, Y., Funada, R.: Disappearance of microtubules, nuclei and starch during cell death of ray parenchyma in *Abies sachalinensis*. *IAWA J.* **34**(2), 135-146 (2013).
- 38) Nakaba, S., Takata, N., Yoshida, M., Funada, R.: Continuous expression of genes for xylem cysteine peptidases in long-lived ray parenchyma cells in *Populus*. *Plant Biotech.* **32**(1), 21-29 (2015).
- 39) Fujikawa, S., Ishida, S.: Ultrastructure of ray parenchyma cell wall of softwood. *Mokuzai Gakkaishi* **21**(8), 445-456 (1975).
- 40) 山本幸一：マツ属放射柔細胞成熟の経年的・季節的経過. 北大演報 **39**(2), 245-296 (1982).
- 41) Zheng, P., Aoki, D., Yoshida, M., Matsushita, Y., Imai, T., Fukushima, K.: Lignification of ray parenchyma cells in the xylem of *Pinus densiflora*. Part I: Microscopic investigation by POM, UV microscopy, and TOF-SIMS. *Holzforschung* **68**(8), 897-906 (2014).
- 42) Zheng, P., Aoki, D., Matsushita, Y., Yagami, S., Fukushima, K.: Lignification of ray parenchyma cells in the xylem of *Pinus densiflora*. Part II: Microchemical analysis by laser microdissection and thioacidolysis. *Holzforschung* **68**(8), 907-914 (2014).
- 43) Bito, N., Nakada, R., Fukatsu, E., Matsushita, Y., Fukushima, K., Imai, T.: Clonal variation in heartwood norlignans of *Cryptomeria japonica*: evidence for independent control of agathareginol and sequirin C biosynthesis. *Ann. For. Sci.* **68**(6), 1049-1056 (2011).
- 44) Huang, Z., Tsai, C.-J., Harding, S.A., Meilan, R., Woeste, K.: A cross-species transcriptional profile analysis of heartwood formation in black walnut. *Plant Mol. Biol. Reporter* **28**(2), 222-230 (2010).
- 45) Yoshida, K., Futamura, N., Nishiguchi, M.: Collection of expressed genes from the transition zone of *Cryptomeria japonica* in the dormant season. *J. Wood Sci.* **58**(2), 89-103 (2012).
- 46) Lim, K.-J., Paasela, T., Harju, A., Venäläinen, M., Paulin, L., Auvinen, P., Kärkkäinen, K., Teeri, T.H.: Developmental change in Scots pine transcriptome during heartwood formation. *Plant Physiol.* **172**(3), 1403-1417

- (2016).
- 47) 平井左門：落葉松樹幹における心材部の増量の過程に就いて. 第59回日本林学会大会講演集, 231-234 (1951).
- 48) Shain, L., Mackay, J.F.G.: Seasonal fluctuation in respiration of aging xylem in relation to heartwood formation in *Pinus radiata*. *Can. J. Bot.* **51**(4), 737-741 (1973).
- 49) Shain, L., Hillis, W.E.: Ethylene production in xylem of *Pinus radiata* in relation to heartwood formation. *Can. J. Bot.* **51**(7), 1331-1335 (1973).
- 50) Nelson, N.D.: Xylem ethylene, phenol-oxidizing enzymes, and nitrogen and heartwood formation in walnut and cherry. *Can. J. Bot.* **56**(6), 626-634 (1978).
- 51) Nobuchi, T., Kuroda, K., Iwata, R., Harada, H.: Cytological study of the seasonal features of heartwood formation of sugi (*Cryptomeria japonica* D. Don). *Mokuzai Gakkaishi* **28**(11), 669-676 (1982).
- 52) Nobuchi, T., Sato, T., Iwata, R., Harada, H.: Season of heartwood formation and the related cytological structure of ray parenchyma cells in *Robinia pseudoacacia* L. *Mokuzai Gakkaishi* **30**(8), 628-636 (1984).
- 53) 中田了五：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. 林育研報 No. 23, 121-254 (2007).
- 54) Nakaba, S., Arakawa, I., Morimoto, H., Nakada, R., Bito, N., Imai, T., Funada, R.: Agatharesinol biosynthesis-related changes of ray parenchyma in sapwood sticks of *Cryptomeria japonica* during cell death. *Planta* **243**(5), 1225-1236 (2016).
- 55) Nakaba, S., Morimoto, H., Arakawa, I., Yamagishi, Y., Nakada, R., Funada, R.: Responses of ray parenchyma cells to wounding differ between earlywood and latewood in the sapwood of *Cryptomeria japonica*. *Trees* **31**(1), 27-39 (2017).
- 56) Kuroda, K., Yamashita, K., Fujiwara, T.: Cellular level observation of water loss and the refilling of tracheids in the xylem of *Cryptomeria japonica* during heartwood formation. *Trees* **23**(6), 1163-1172 (2009).
- 57) Worrall, J.J., Parmeter, J.R.Jr.: Formation and properties of wetwood in white fir. *Phytopath.* **72**(9), 1209-1212 (1982).
- 58) 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：樹液成分と壁孔閉鎖. 北大演報 **44**(4), 1277-1305 (1987).
- 59) 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. 九大演報 No. 74, 41-49 (1996).
- 60) Matsunaga, H., Shiotari, R., Matsumura, J., Oda, K., Utsumi, Y., Yamamoto, K.: Potassium distribution in black heartwood of sugi (*Cryptomeria japonica*) I: localization in axial parenchyma cells. *J. Wood Sci.* **52**(2), 95-100 (2006).
- 61) Okada, N., Hirakawa, Y., Katayama, Y.: Application of activable tracers to investigate radial movement of minerals in the stem of Japanese cedar (*Cryptomeria japonica*). *J. Wood Sci.* **57**(5), 421-428 (2011).
- 62) Kuroda, K., Kagawa, A., Tonosaki, M.: Radiocesium concentrations in the bark, sapwood and heartwood of three tree species collected at Fukushima forests half a year after the Fukushima Dai-ichi nuclear accident. *J. Env. Radioactivity* **122**, 37-42 (2013).
- 63) Kitin, P., Fujii, T., Abe, H., Takata, K.: Anatomical features that facilitate radial flow across growth rings and from xylem to cambium in *Cryptomeria japonica*. *Ann. Bot.* **103**(7), 1145-1157 (2009).
- 64) Barnard, D.M., Lachenbruch, B., McCulloh, K.A., Kitin, P., Meinzer, F.C.: Do ray cells provide a pathway for radial water movement in the stem of conifer trees? *Am. J. Bot.* **100**(2), 322-331 (2013).
- 65) Choat, B., Jansen, S., Brodribb, T.J., Cochard, H., Delzon, S., Bhaskar, R., Bucci, S.J., Feild, T.S., Gleason, S.M., Hacke, U.G., Jacobsen, A.L., Lens, F., Maherali, H., Martínez-Vilalta, J., Mayr, S., Mencuccini, M., Mitchell, P.J., Nardini, A., Pittermann, J., Pratt, R.B., Sperry, J.S., Westoby, M., Wright, I.J., Zanne, A.E.: Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature* **491**, 752-755 (2012).

- 66) Steppe, K., Vandegehuchte, M.W., Tognetti, R., Mencuccini, M.: Sap flow as a key trait in the understanding of plant hydraulic functioning. *Tree Physiol.* **35**(4), 341-345 (2015).
- 67) Hao, G.-Y., Wheeler, J.K., Holbrook, N.M., Goldstein, G.: Investigating xylem embolism formation, refilling and water storage in tree trunks using frequency domain reflectometry. *J. Exp. Bot.* **64**(8), 2321-2332 (2013).
- 68) Zhang, C., Fujita, M., Takabe, K.: Contact and non-contact proportions between axial elements and rays. *IWA J.* **24**(3), 247-255 (2003).
- 69) Zhang, C., Fujita, M., Takabe, K.: Extracellular diffusion pathway for heartwood substances in *Albizia julibrissin* Durazz. *Holzforchung* **58**(5), 495-500 (2004).
- 70) Zhang, C., Abe, H., Sano, Y., Fujiwara, T., Fujita, M., Takabe, K.: Diffusion pathways for heartwood substances in *Acacia mangium*. *IWA J.* **30**(1), 37-48 (2009).
- 71) 張 春花：広葉樹における心材成分の移動とその経路。“日本木材学会組織と材質研究会・抽出成分利用研究会合同シンポジウム2016 心材成分のダイナミクス”，中田了五，今井貴規編，日本木材学会組織と材質研究会・抽出成分利用研究会，2016，pp.2-1 - 2-5. http://www.jwrs.org/kenkyu/wa_wp/resources/2016spring/abstract_web.pdf 2017年6月25日参照.
- 72) Kuroda, K., Imai, T., Saito, K., Kato, T., Fukushima, K.: Application of ToF-SIMS to the study on heartwood formation in *Cryptomeria japonica* trees. *Appl. Surface Sci.* **255**(4), 1143-1147 (2008).
- 73) 河西優衣，尾頭信昌，中田了五，今井貴規：蛍光顕微鏡法によるカラマツ心材成分の組織内分布の可視化. 木材学会誌 **61**(5), 297-307 (2015).
- 74) 河西優衣：カラマツ組織における心材成分の堆積様式および分布の可視化。“日本木材学会組織と材質研究会・抽出成分利用研究会合同シンポジウム2016 心材成分のダイナミクス”，中田了五，今井貴規編，日本木材学会組織と材質研究会・抽出成分利用研究会，2016，pp.3-1 - 3-6. http://www.jwrs.org/kenkyu/wa_wp/resources/2016spring/abstract_web.pdf 2017年6月25日参照.
- 75) 梅澤俊明：心材特異的分布.“木質の形成 バイオマス科学への招待 第2版”，福島和彦，船田良，杉山淳司，高部圭司，梅澤俊明，山本浩之編，海青社，大津，2011，pp.447-449.
- 76) 笹谷宜志：樹幹内における抽出成分の分布と堆積(第Ⅱ報)カラマツ樹幹のフェノール成分. 北大演報 **44**(4), 1417-1434 (1987).
- 77) Côté, W.A.Jr., Day, A.C., Simson, B.W., Timell, T.E.: Studies on larch arabinogalactan. I. The distribution of arabinogalactan in larch wood. *Holzforchung* **20**(6), 178-192 (1966).
- 78) Takaku, N., Choi, D.-H., Mikame, K., Okunishi, T., Suzuki, S., Ohashi, H., Umezawa, T., Shimada, M.: Lignans of *Chamaecyparis obtusa*. *J. Wood Sci.* **47**(6), 476-482 (2001).
- 79) Yanase, Y., Sakamoto, K., Imai, T.: Isolation and structural elucidation of norlignan polymers from the heartwood of *Cryptomeria japonica*. *Holzforchung* **69**(3), 281-296 (2015).
- 80) 築瀬 優：スギ心材成分ノルリグナンの二次変化。“日本木材学会組織と材質研究会・抽出成分利用研究会合同シンポジウム2016 心材成分のダイナミクス”，中田了五，今井貴規編，日本木材学会組織と材質研究会・抽出成分利用研究会，2016，pp.4-1 - 4-4. http://www.jwrs.org/kenkyu/wa_wp/resources/2016spring/abstract_web.pdf 2017年6月25日参照.