

修士学位論文

熱帯落葉樹チークの樹皮の水分透過による樹幹径変動

令和 2 年度

三重大学大学院 生物資源学研究科

資源循環学専攻 森林資源環境学講座 緑環境計画学研究室

松永 寛之

指導教員 松尾 奈緒子

目次

第1章 序論.....	1
第1節 背景.....	1
1.1.1 熱帯モンスーン林の水分動態把握の意義.....	1
1.1.2 樹木の水利用戦略と樹皮の役割.....	2
第2節 目的.....	4
1.2.1 樹皮一大気間での水分交換の有無の確認.....	4
1.2.2 樹皮の水蒸気透過性の評価手法の確立.....	4
第2章 熱帯落葉樹チークの樹皮の外樹皮を介した水分透過の確認.....	5
Section 1 INTRODUCTION.....	5
Section 2 MATERIAL S& METHODS.....	7
2.2.1 Study site, plant material and environmental conditions.....	7
2.2.2 Perimeter fluctuation, sap flow, canopy leaf states measurements.....	9
2.2.3 Bark water adsorption and desorption experiments.....	11
Section 3 RESULTS.....	15
2.3.1 Environmental conditions.....	15
2.3.2 Stem perimeter, sap flow rate and canopy leaf condition.....	17
2.3.3 Bark moisture adsorption and desorption.....	20
Section 4 DISCUSSION.....	23
2.4.1 SCF increased process in the dry season.....	23
2.4.2 SCF decreased process in the dry season.....	27
第3章 チーク樹皮の水分吸脱着特性評価.....	29
第1節 はじめに.....	29
3.1.1 樹皮の水蒸気透過性の評価.....	29
3.1.2 熱帯モンスーン林の樹皮の樹木水利用における役割.....	30
第2節 手法.....	31
3.2.1 Hailwood-Horrobin 理論を用いた水分吸着等温線の解析.....	31
3.2.2 含水率の経時変化の解析.....	34
第3節 結果.....	36
3.3.1 Hailwood-Horrobin 理論の適用.....	36
3.3.2 ロジスティック関数回帰.....	37
第4節 考察.....	41
3.4.1 外樹皮面を介した水蒸気の吸脱湿における樹皮片の水分親和性の評価.....	41
3.4.2 樹皮片の水分の吸脱着に要する時間.....	43
3.4.3 外樹皮のコルク組織による水分子吸着, 水蒸気透過の制限.....	44

3.4.4 樹皮片における水分の吸着特性と脱着特性の差異.....	45
3.4.5 実験デザインによる水分吸脱着速度の低下.....	46
3.4.6 チークの樹皮の水分透過性評価.....	47
3.4.7 水分吸脱着特性パラメータの樹皮の水蒸気透過性の指標としての利用.....	48
第4章 まとめ.....	49
引用文献.....	51
謝辞.....	55

第1章 序論

第1節 背景

1.1.1 熱帯モンスーン林の水分動態把握の意義

熱帯季節林は熱帯林の一種で乾湿の季節変動が明瞭な森林であり、熱帯林全体のおよそ43%を占め、高い生態系生産力と莫大な炭素貯蔵量をもつと同時に (Food and Agriculture Organization 2001), その水循環は地球上の気候形成に重要な役割を果たしている。

アジアモンスーン地域では温暖化ガスの増加により、モンスーン到来時期の年内変動の増加や降雨量の増加などの降水パターンの変動が生じることが予測されている (Meehl & Arblaster 2003). チーク (*Tectona grandis*) は熱帯季節林に優占する代表的な落葉広葉樹であり、落葉樹種は乾季に落葉により樹冠における蒸散を停止し水分損失を減らすことによって熱帯モンスーン地域の中でも比較的乾燥している地域に適応し生育する (Brochert 1999). その中でもタイ北部の植林地に生育するチークでは土壌水分が一定水準を下回ると落葉を開始し、乾季中に樹冠がほぼ完全に落葉することが樹液流速の観測から示されている (Yoshifuji *et al.* 2006; Yoshifuji *et al.* 2011; Yoshifuji *et al.* 2014). さらに、同調査地のチークに対し2年間にわたって人為的に土壌の含水率を高く維持する原位置散水実験を行った結果、樹冠の展葉・落葉時期が土壌水分によって決まっている事が確認されている (Tanaka *et al.* 2017; 落合ら 2017). これらのことから、将来のアジアモンスーン地域の降雨パターンの変化が熱帯季節林の落葉樹の着葉期間などのフェノロジーを変化させることが予想され、その結果として熱帯季節林の森林の水循環が大きく変化し、それが気候形成に影響を与える可能性がある。したがってアジアモンスーン地域の降雨パターンの変動に対する熱帯季節林の水動態の応答を予測する必要がある、そのためには熱帯落葉樹の水利用についてより詳細に理解する必要がある。

1.1.2 樹木の水利用戦略と樹皮の役割

樹木の樹皮は樹幹の形成層より外側の組織と定義されており，死亡した細胞より構成される外樹皮と生細胞で構成される内樹皮に分類することができる．樹皮は主に樹幹の内部組織を火災，病虫害から保護する役割を担うとされている(Angyalossy *et al.* 2016; Rosell 2016)．また，外樹皮は細胞壁がスベリン化したコルク組織を含み，コルク組織は水分やガスの透過性が低いため(Groh *et al.* 2002; Vishwanath *et al.* 2015)，外樹皮は樹幹に貯えられた水分の 대기への放出を妨げる役割を持つと考えられている．内樹皮(二次師部)は外樹皮の内側に存在し，葉で生産された光合成産物の樹体全体への輸送を担う(Angyalossy *et al.* 2016)．さらに内樹皮は水分の輸送を担う木部の道管より供給される水分を貯え，木部の水不足や道管のキャビテーションが生じた際にはその解消のために貯えた水分を形成層を介して木部側に供給する (Zweifel *et al.* 2000; Pfauusch *et al.* 2015)．このように内樹皮は樹幹の通水機能の維持に大きく貢献している．

熱帯季節林において，樹皮の形質形態(全体樹皮厚，内樹皮厚，外樹皮厚，外樹皮表面の粗度)は多様である(Fig. 1-2)．また，乾季と雨季の降雨量の差が大きい地域で内樹皮が厚い傾向があることが報告されており，木部通水組織の乾燥に伴う通水組織の機能停止に備えるため水分の貯蔵が必要な樹木において，水分をより多く貯蔵するために内樹皮が発達していると考えられている(Rosell 2016)．このように樹皮は樹木の水利用において重要な役割を果たしていると考えられ，その役割をより深く解明することは熱帯季節林の水動態について理解を深めることにつながる．

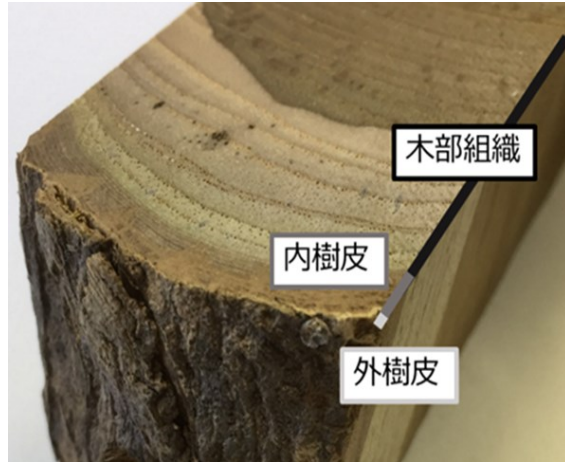


Fig. 1-1. チークの樹幹の構造. 大気側から内側にかけて外樹皮, 内樹皮(二次師部組織), 木部組織の順に配列している. 外樹皮は周皮(コルク組織とコルク皮質)と死亡した二次師部組織の交互層であるリチドームを形成する(Baptista *et al.* 2013).

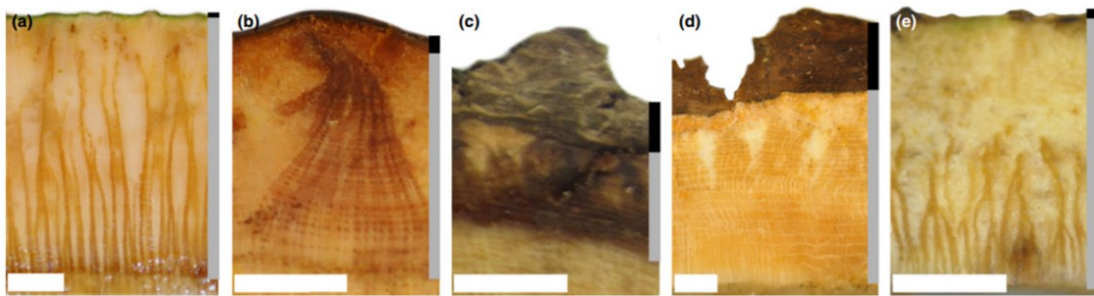


Fig. 1-2. 熱帯季節林に生育する樹種の樹皮の横断面. 横白線はスケールバー(5mm), 縦黒線と縦灰線はそれぞれ外樹皮と内樹皮の範囲を示す. (a) *Jacaratia mexicana*; (b) *Cochlospermum vitifolium*; (c) *Heliocarpus pallidus*; (d) *Aralia mexicana*; (e) *Pachycereus pecten-aborigium* (Rosell *et al.* 2016).

第2節 目的

1.2.1 樹皮—大気間での水分交換の有無の確認

前述のように細胞壁がスベリン化したコルク組織の水分透過性は低いため、外樹皮には内部組織を乾燥から保護し水分の損失を抑える役割があるとされてきた(Angyalossy *et al.* 2016). 一方で、カリフォルニア・セコイヤスギ(*S. sempervirens*)の枝を霧が充填された容器内に閉じ込めた際、木部の通水組織のキャビテーションが解消されたことから、樹幹が外樹皮面から水分を吸収し、吸収した水分を樹木の通水機能の維持に用いると主張する研究例も存在する(Mason *et al.* 2016). よって樹木の水利用における外樹皮の役割ははまだ未解明である。熱帯モンスーン林に生育する樹木においても樹皮—大気間の水分交換が生じる場合、吸収した水分が内樹皮や木部組織に供給され、蒸散などの樹木の生理活動に用いられる可能性がある。熱帯モンスーン林は雨季において大気湿度が高く降雨の頻度が高いことから、外樹皮面からの水分の吸収は雨季において重要な水分供給経路となる可能性がある。一方、外樹皮を介した内樹皮や木部に貯えた水分の放出は、気温が高く降雨頻度や大気水蒸気量が減少する熱帯モンスーン地域の乾季において、樹幹の通水機能や生理活動の維持において障害となりうる。したがって熱帯モンスーン地域に生育する樹木において樹皮—大気間の水分の交換の解明は、その樹木の水利用を解明する上で必要不可欠である。

1.2.2 樹皮の水蒸気透過性の評価手法の確立

熱帯季節林に生育する樹木の樹皮の形質形態は多様である(Fig.1-2). 外樹皮のコルク組織の水分透過性はその密度や厚さに左右されることが報告されており(Groh *et al.* 2002; Lenzian *et al.* 2006), 樹木の樹皮の水分透過性は外樹皮表面の粗度や外樹皮の厚さなどの形質形態的特徴に左右されることが予想される。外樹皮面から吸収した水分が内樹皮や木部組織に供給される場合、樹皮の透過性が高いほど樹木の生理活動の維持への貢献が大きくなると考えられる。一方で樹皮の水分透過性が低い場合、内樹皮や木部組織に蓄えられている水分の大気への放出を妨げる役割を担っていると考えられる。このように樹種ごとに樹皮の水分透過性が異なることによって、各々の樹種の樹木水利用における樹皮の役割も異なるという仮説が立てられる。この仮説を検証するためには異なる形質形態を持つ樹種間で樹皮の水分透過性を比較することが求められ、そのためには樹皮の水分透過性の評価のための実験手法の確立と定量的な評価指標の確立が必要となる。その第一段階として本研究では外樹皮面以外の裁断面をすべて塞いだチークの樹皮の切片を用いた吸湿実験(Bark water adsorption experiment 以下 BWA)と脱湿実験(Bark water desorption experiment; 以下 BWD)の結果を用いた樹皮の水蒸気透過性の評価手法の確立を目指す。

第 2 章 熱帯落葉樹チークの樹皮の外樹皮を介した水分透過 の確認

Section 1 INTRODUCTION

The fluctuation in water storage due to water movement between the inner bark and xylem vessels causes fluctuations in stem volume through the expansion and contraction of phloem parenchymal tissues. These fluctuations in stem diameter can be attributed to changes in inner bark volume, which differ from hypertrophic growth (Brough et al. 1986; Zweifel & Häslér 2000). Thus, measurement of the changes in tree diameter using a dendrometer has been employed in many studies to assess stem water conditions (Zweifel & Häslér 2000; Zweifel *et al.* 2000; Zweifel *et al.* 2005; Zweifel et al. 2007; Zweifel *et al.* 2016; Steppe *et al.* 2006; Steppe *et al.* 2015). Therefore, measurement of fluctuations in teak stem diameter is considered an effective means of determining stem water status in a teak tree.

Water deficit in stems occurs under conditions of high vapor pressure deficit (VPD) and low soil water (Zweifel *et al.* 2005; Zweifel *et al.* 2016), suggesting that the absorption of soil water by roots and transpiration by leaves are the major factors affecting the swelling and shrinking of the stem. Stem water loss through the bark surface has been reported to be low in cool-temperate coniferous forests (Zweifel et al. 1999). In these reports, it was assumed that no water adsorption through the bark surface occurred. Outer bark has often been assumed to have low water permeability in previous reports (Angyalossy *et al.* 2016; Groh *et al.* 2002). On the

other hand, some studies have confirmed that water permeates the xylem through the outer bark. Embolisms in xylem vessels were eliminated when a redwood branch was placed in a fog chamber, suggesting that water permeated the xylem through the outer bark (Mason et al. 2016). Thus, whether water exchange with the outside environment occurs through the outer bark remains unclear.

To clarify whether water exchange occurs through the outer bark in teak trees in a tropical monsoon forest, we measured the responses of stem circumference to rainfall events during the dry season, when leaf transpiration and root water absorption were stopped. Transpiration via leaves and water absorption via roots were examined through measurement of sap flow rates and counting of leaves in time-series images of the trees. To confirm that water exchange occurs through the outer bark, we also observed changes in the water content and thickness of bark blocks from a teak tree that were equilibrated with water vapor under various relative humidity conditions. Based on the field observations and the experiments, we explored whether teak trees exchange water through their outer bark.

Section 2 MATERIAL S& METHODS

2.2.1 Study site, plant material and environmental conditions

This study was conducted in an even-aged teak (*Tectona grandis* Linn. f.) stand planted in 1968 at MaeMoh plantation in Lampang Province, northern Thailand (18° 25' N, 99° 43' E, 380 m above sea level). The annual mean temperature at the study site is 25.4°C and the mean precipitation is 1361 mm yr⁻¹ (2001–2012). Precipitation in this region is affected by the Asian monsoon, and therefore is concentrated in the wet season from around May to October. Teak is a tropical deciduous hardwood species that increases its numbers of leaves at the beginning of the wet season and drops them completely in the late dry season (Yoshifuji *et al.* 2006).

Precipitation was measured every 10 min with a storage-type rain gauge in an open plot at the study site. Air temperature and relative humidity were measured every 10 min using an aspirated psychrometer (MS-801 or HMP115a, Vaisala, Helsinki, Finland) at the top of an observation tower. Soil water content (θ) was measured near the tower at depths of 10, 20, 40, and 60 cm every 10 min using a time-domain reflectometer (TDR; CS615, Campbell Scientific, Logan, USA). Relative soil water content (Θ) was calculated as:

$$\Theta = \frac{\theta_t - \theta_{min}}{\theta_{max} - \theta_{min}} \quad (2-1)$$

where θ is the average soil water content measurement at depths of 10, 20, 40, and 60 cm; θ_t is θ at time t ; and θ_{max} and θ_{min} are the maximum and minimum values of θ over 2 years (January 2014–

December 2015), respectively. We defined the period when Θ was below 0.2 as the dry season, in accordance with previous reports (Yoshifuji *et al.* 2011; Yoshifuji *et al.* 2014), and the period of concentrated rainfall was designated the wet season.

2.2.2 Perimeter fluctuation, sap flow, canopy leaf states measurements

Stem-circumference and sap-flow measurements of two teak trees (C1 and C3; Fig. 2-1) growing near the tower were conducted. Their heights and diameters at breast height (DBHs) in April 2014 were 23.8 m and 32.4 cm for C1, and 26.6 m and 36.6 cm for C3, respectively (Table 2-1). Stem circumference fluctuation (SCF; mm) was measured at a height of 1.2 m above the ground surface on C1 and C3 hourly from November 2013 to June 2016 using a band-type dendrometer (Stem increment sensor DRL26A, EMS Brno, Brno, Czech Republic; Fig. 2-2a).

Sap flow rate (SFR; cm hour^{-1}) was measured at a height of 1.5 m on C1 and C3 every 20 min from October 2012 to July 2015 using a heat ratio method (HRM) sensor (SFM1, ICT International, Armidale, Australia; Fig. 2-2b).

Time-series images of the canopies of C1 and C3 (Fig. 2-2c) were recorded weekly from September 2014 to March 2015 using Garden cameras (Garden Watch Cam, Brinno, Tokyo, Japan) installed on the tower. In addition, 30 live leaves were randomly selected from each canopy in the initial images, and changes in their number during the dry season were tracked to estimate when defoliation occurred for each tree.

Table 2-1 Tree size (DBH and height) of the studied teak trees.

Tree ID	Tree size (as of April 22, 2014)	
	DBH (cm)	Tree height (m)
C1	32.4	23.75
C3	36.6	26.6



Fig. 2-1 Studied teak trees in MaeMoh plantation (left; C1, right; C3).

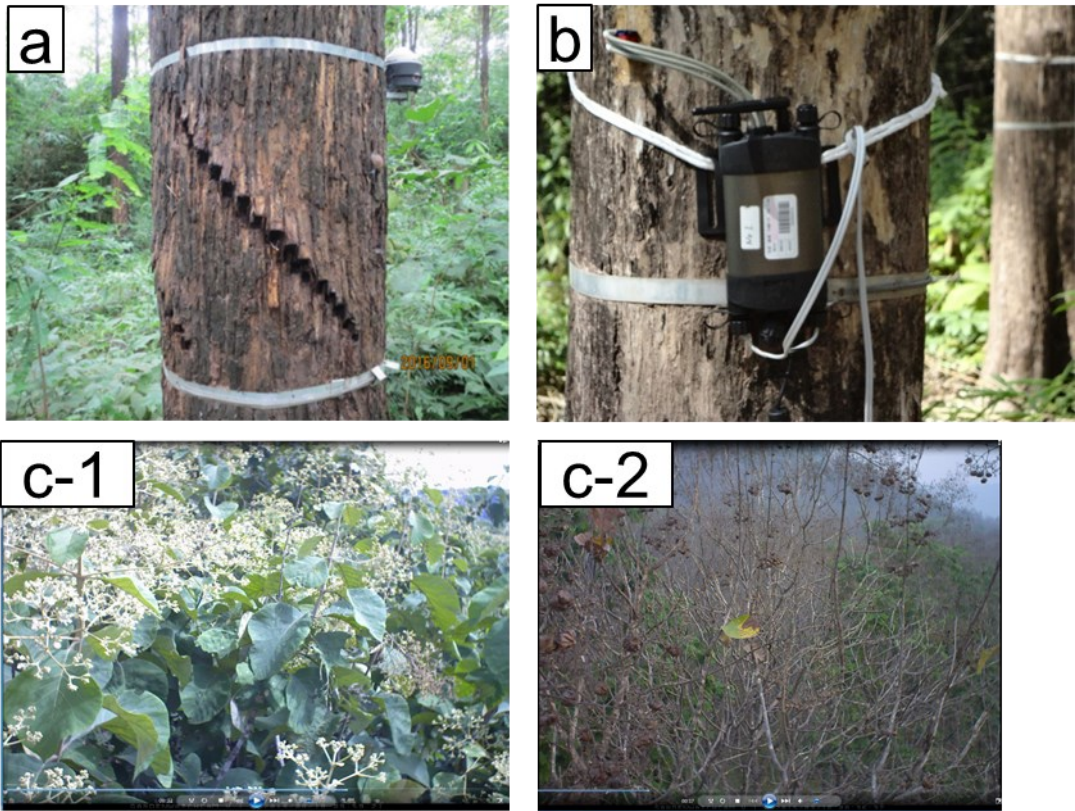


Fig. 2-2 SCF measurement by dendrometer (a), SFR measurement by heat ratio method sensor (b), Time-series image of canopy (c-1: 2014/8/18, c-2: 2015/3/16 in C1).

2.2.3 Bark water adsorption and desorption experiments

BWA and BWD were undertaken using bark samples, including both the outer and inner bark layers, collected from the bottom of one teak tree at the study site (39.8 cm in diameter; Fig. 2-3a). The bark samples were cut into 16 small blocks (30 mm height × 30 mm width) and all surfaces except the outer bark were sealed with epoxy resin (AR-R30, Huntsman Japan) to prevent exchange of water vapor through those surfaces (Fig. 2-3b). Bark blocks were then oven-dried at 105°C for 24 h (DK400T, Yamato Scientific, Tokyo, Japan). The respective average weights and thicknesses of the dried bark were 7.46 g and 11.80 mm in the BWA and 7.32 g and 11.72 mm in the BWD. In the BWA, the dried bark blocks were sealed into the chamber individually, and the temperature and relative humidity were constant (20°C; 10.8, 32.8, 54.3, 75.0 or 93.0%). Four and three samples were maintained under conditions of 93.0% relative humidity (RH) and all other humidity levels, respectively. Changes in the fresh weight and thickness of each bark block were measured using an electronic balance (LIBROR AEX-180, SHIMAZU, Kyoto, Japan) and an electronic caliper (Digimatic Caliper, Mitutoyo Corporation, Kanagawa, Japan), respectively. These measurements were repeated until the weight of the block reached a stable value. In the BWD, the dried bark blocks were equilibrated with water vapor in a desiccator at 93.0% RH for 98 days and then sealed into chambers of constant temperature and RH (20°C; 10.8, 32.8, 54.3 or 75.0%). Three samples were measured under each humidity condition. Changes in the fresh

weight and thickness of each bark block were measured in the same manner as for the BWA . RH in the chambers was controlled using the saturated salt solution method (Table 2-2).

Changes in the fresh weight and thickness of each bark block were estimated using the bark moisture content (u :%) and bark thickness swelling (S_e :%) as:

$$u = \frac{W_w - W_s}{W_s} \quad (2-2)$$

and

$$S_e = \frac{T_w - T_s}{T_s} \quad (2-3)$$

where W_w and T_w are the fresh weight (g) and thickness (mm) of a bark block, respectively, and W_s and T_s are its dry weight (g) and dry thickness (mm), respectively. We assumed that the bark blocks reached hydrous equilibrium when the change in u fell below 0.002% per hour.

Table 2-2 Salt names and chemical compositions used for the saturated salt solution method to maintain relative humidity when saturated at 20°C.

Salt name	Chemical formula	%RH at 20°C
Lithium chloride	LiCl	10.8
Magnesium chloride hexahydrate	MgCl ₂ · 6H ₂ O	32.8
Magnesium nitrate hexahydrate	Mg(NO ₃) ₂ · 6H ₂ O	54.3
Sodium chloride	NaCl	75.0
Potassium nitrate	KNO ₃	93.0

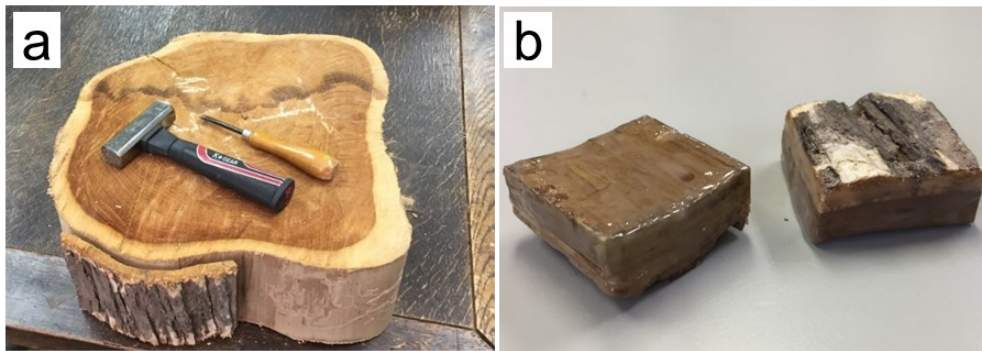


Fig. 2-3 A disk of teak used in BWA and BWD (a) and teak bark blocks sealed their all surfaces except outer-bark side with epoxy resin (b).

Section 3 RESULTS

2.3.1 Environmental conditions

The wet season during the study period began on April 30, 2014, and ended on December 12, 2014, according to θ (Fig. 2-4b). Although most rainfall was concentrated in the wet season, it also occurred in January and March during the dry season (Fig. 2-4a). The precipitation levels of those events were 78.5 mm and 64.0 mm, respectively. The daily means of VPD remained between 1.1 and 18.0 hPa during the wet season and increased to 31.5 hPa in the late dry season. The values of θ remained high for the first 4 months of the wet season, and then decreased until the first rainfall of the dry season (Fig. 2-4a, c). We also observed that θ increased in response to rainfall events during the dry season (Fig. 2-4a, c).

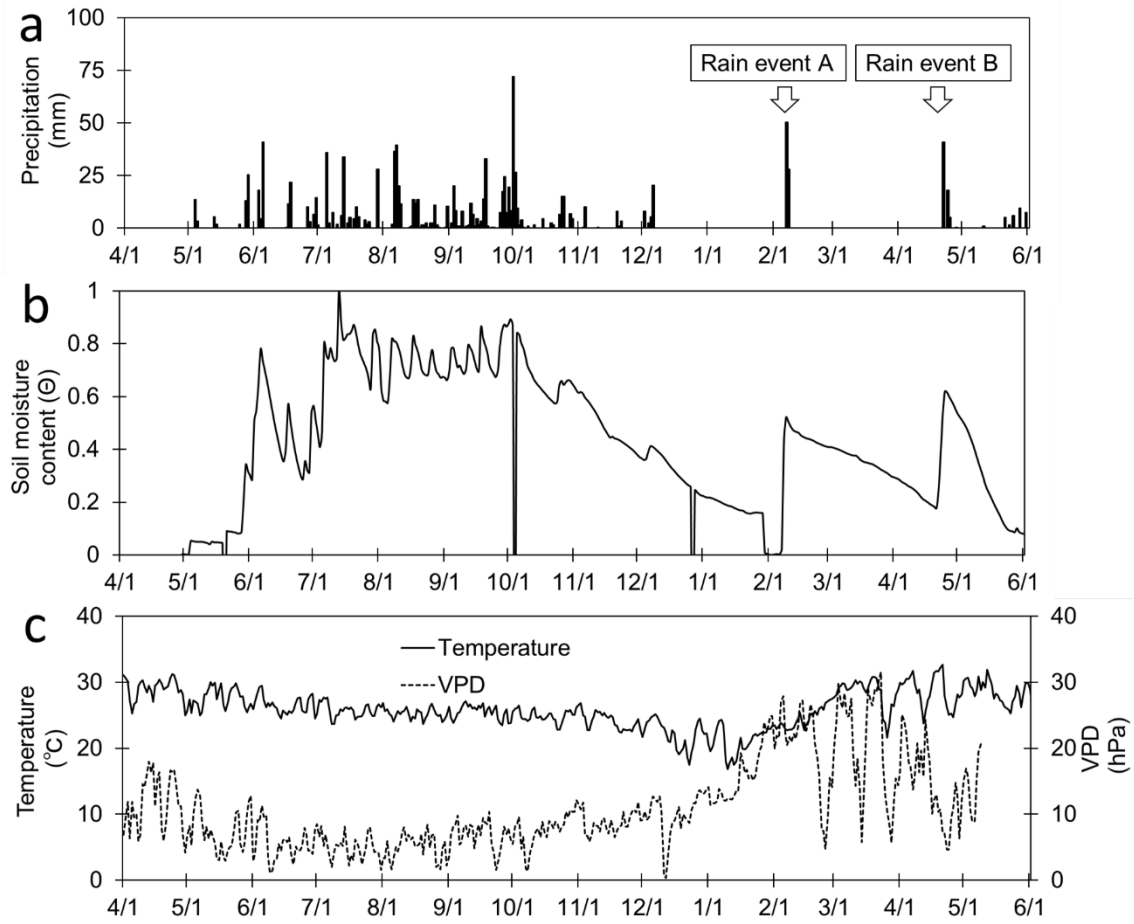


Fig. 2-4 Seasonal patterns of daily precipitation (a), daily mean relative soil moisture content (b), daily mean air temperature and vapor pressure deficit (c) at the study site. White arrows in Fig. 1a indicate rainfall events during the dry season.

2.3.2 Stem perimeter, sap flow rate and canopy leaf condition

The SCF of both trees increased from March to the end of September 2014, and then decreased from October until the first rainfall in January 2015, during the dry season (Fig. 2-5a). The SCF of both C1 and C3 increased in response to rainfall events in the dry season (Fig. 2-5a). In both trees, the daily peaks and diurnal fluctuation ranges of SFR were much greater in the wet season than in the dry season (Fig. 2-5b). The SFR reduction was complete by January in C3, before that of C1, which was not complete until March (Fig. 2-5c). The SFR of C3 did not respond to the sharp increase in θ after rain event A in the dry season, instead remaining low (Figs. 2-4b, 2-5b). The numbers of leaves observed in time-series images began to decrease in October in C3 and in early November in C1 (Fig. 2-5c). The date when the number of leaves reached zero was 50 days earlier in C3 than in C1 (Fig. 2-5c). SCF of both C1 and C3 increased immediately after rain event A in the dry season (α in Fig. 2-6a, b), peaking about 18 days later (β in Fig. 2-6a, b). After reaching this peak, SCF decreased more rapidly in C1 than in C3 (γ and δ in Fig. 2-6a, b).

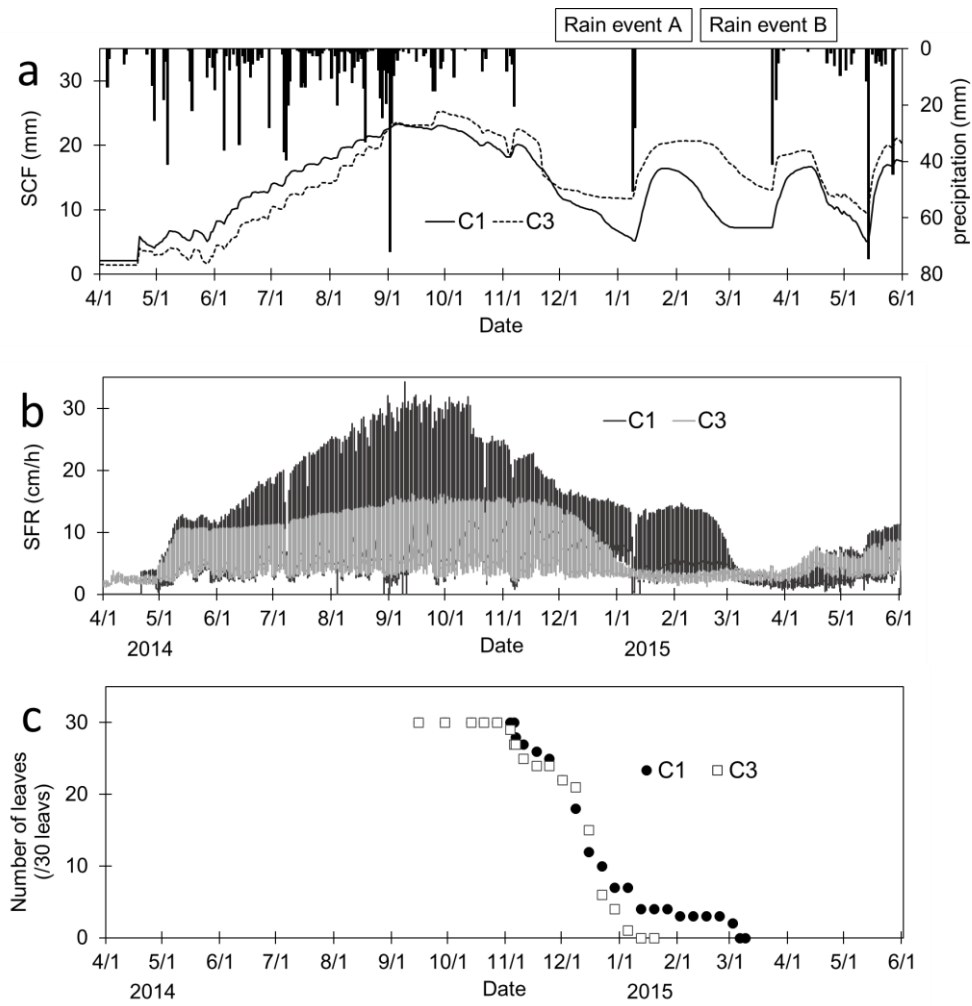


Fig. 2-5 Seasonal patterns of daily precipitation and daily mean stem circumference fluctuation (a), hourly mean sap flow rate (b), and number of leaves observed in time-series images (c).

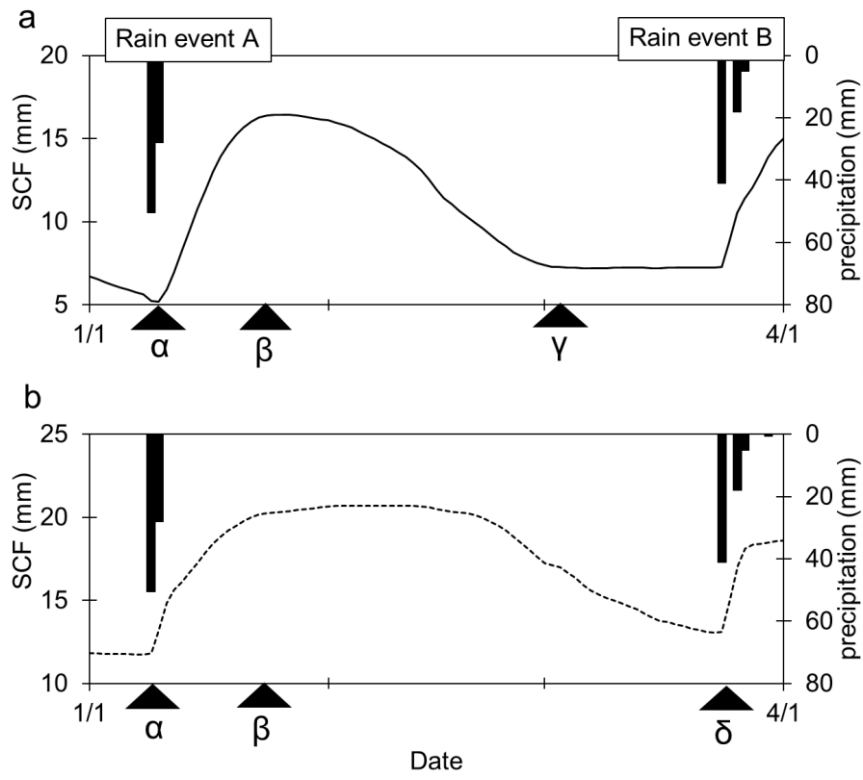


Fig. 2-6 SCF of C1(a) and C3(b) between two rainfall events during the dry season.

2.3.3 Bark moisture adsorption and desorption

In the BWA, the bark moisture content (u) and bark thickness swelling (S_e) increased over the experimental period at 32.8, 54.3, 75.0 and 93.0% RH, while u and S_e showed little change at 10.8% RH (Fig. 2-7a, b). These factors reached stable values due to hydrous equilibration at each RH value (Fig. 2-7a, b), which ranged between 1.09 and 20.53% for u and between -0.45 and 13.24% for S_e (Table 2-3). The maximum values of u and S_e in the BWA experiment were observed at 93.0% RH. The bark blocks required 97 days to achieve hydrous equilibrium at 93.0% RH in the BWA (Table 2-3).

In the BWD, u and S_e decreased immediately after the beginning of the experiment at 10.8, 32.8, 54.3 and 75.0% RH, and reached stable values more rapidly than in the BWA (Fig. 2-7c, d, Table 2-3). The values of u and S_e , which reached hydrous equilibrium at each RH, ranged between 3.44 and 11.18% and between 2.53 and 4.47%, respectively (Table 2-3). The lowest values of u and S_e in the BWD were observed at 10.8% RH, at which 46 days were required to achieve hydrous equilibrium (Table 2-3). While u increased with increasing RH in both the adsorption and desorption processes, S_e did not differ greatly between 32.8 and 75.0% RH, and increased between 75.0 and 93.0% RH (Fig. 2-8). The u and S_e values observed at 10.8, 32.8, 54.3, 75.0% RH were higher in the desorption experiment than in the adsorption experiment (Fig. 2-8).

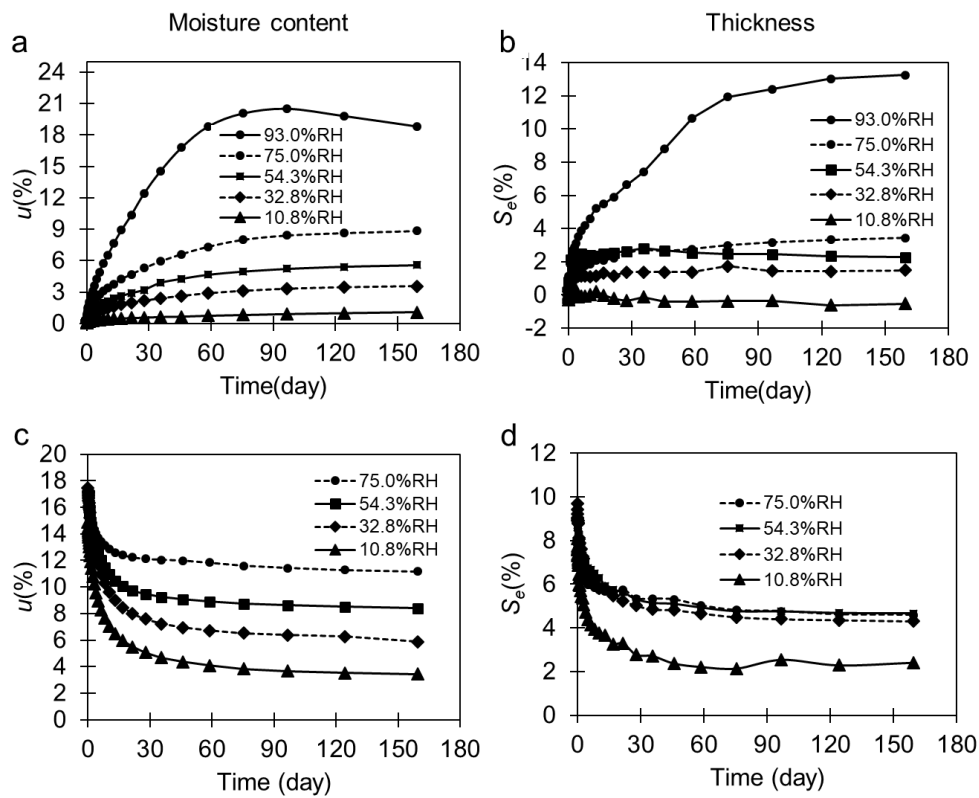


Fig. 2-7 Time-series changes in bark moisture content (u) and bark thickness swelling (S_e) at each relative humidity level in the BWA (a, b) and BWD (c, d).

Table 2-3 Mean values of bark moisture content (u), bark thickness swelling (S_e), and days to reach the hydrous equilibrium at each relative humidity level in the BWA and BWD.

Experiment	Parameter	%RH				
		10.8	32.8	54.3	75.0	93.0
BWA	u (%)	1.09	3.58	5.57	8.84	20.53
	S_e (%)	-0.45	1.52	1.26	3.43	13.24
	Elapsed time (day)	< 2	10	46	75	97
BWD	u (%)	3.49	6.16	8.28	11.22	
	S_e (%)	2.53	4.12	4.59	4.47	
	Elapsed time (day)	46	36	28	22	

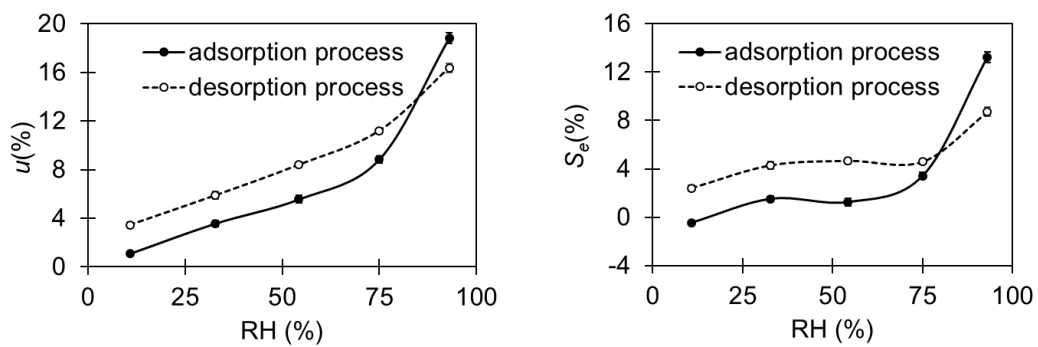


Fig. 2-8 Bark moisture content (left) and bark thickness swelling (right) at hydrous equilibrium for each relative humidity.

Section 4 DISCUSSION

2.4.1 SCF increased process in the dry season

SCF increased over time in both trees studied (C1 and C3) in response to two rain events during the dry season (rain events A and B in Fig. 2-5a). Stem circumference increases during the growth of a tree ring and remains stable when tree-ring formation stops (Komiya et al. 1987). Microscopic observation of stem microcores sampled from C1 and C3 indicated that cambium activity and tree-ring formation had stopped in both trees during the dry season (Matsunaga, unpublished data). Cambium activities of various deciduous tree species, including teak, in tropical seasonal forests have been reported to stop in the dry season (Borchert 1999). Therefore, the SCF increase observed in this study during the dry season cannot be attributed to tree-ring growth. A change in stem circumference can also be associated with a change in stem water volume driven by transpiration from leaves and water absorption by roots (Zweifel *et al.* 2000; Steppe *et al.* 2015). However, an SCF increase in response to rain event A was observed in C3, which was completely defoliated and maintained low SFR throughout the day (Fig. 2-5a, b, c). As the SFR observed in C3 was non-zero, but was much lower than that in the wet season, the amount of water absorbed by the roots appears to have been very small, if any. The sap-flow rate measured with the HRM did not reach zero when the roots were severed and water absorption was stopped, as the HRM is also affected by changes in external temperature (Burgess *et al.* 2001).

Therefore, sap flow can be assumed to have stopped in C3 despite its non-zero SFR, as defoliation was complete at the time. Transpiration from leaves and water supply from the soil via roots generate a water potential gradient between the inner bark and xylem, which promotes water exchange between the inner bark and xylem (Zweifel *et al.* 2000; Zweifel & Häsler 2001; Steppe *et al.* 2015). Therefore, water exchange between the inner bark and xylem can be assumed to have been inactive in C3, as all its leaves had fallen and its SFR was very low. This finding suggests that the increase in SCF in C3 in response to rain event A cannot be attributed to water supply from the soil via xylem. On the other hand, SCF increased in response to rain event A in C1, the defoliation of which was not complete and the SFR remained high with daily fluctuations (Fig. 2-5b, c). Although the defoliation stage differed between C1 and C3, the responses of SCF to rain event A were almost identical (Fig. 2-6a, b). These results suggest that the increase in stem circumference in response to rain event A can be attributed mainly to absorption of rainwater, water vapor, or both through the outer bark surface.

In the BWA, u and S_e of the teak bark blocks increased due to absorption of water vapor from the surface of the outer bark (Fig. 2-7a, b). This result indicates that absorption of water vapor through the outer bark surface increased the volume of the bark, suggesting that the observation of increased SCF in C1 and C3 during the dry season can be attributed to absorption of water vapor through the outer bark surface. The maximum S_e of a bark block in the BWA

experiment was 13.24% at 93.0% RH. This S_e corresponds to an increase of 9.82 mm in the circumference of a tree with a bark thickness of 11.80 mm, which was the mean thickness of the bark blocks used in the BWA and BWD and was assumed to be equal to the bark thickness of C1 and C3, which were of the same age and similar stem diameter. This increase of 9.82 mm was similar to the increases in SCF of 10.74 and 8.64 mm observed in C1 and C3, respectively, between rain events A and B (between α and β in Fig. 2-6a, b). This result suggests that the increase in SCF in response to rain events during the dry season can be attributed to bark thickness swelling due to water vapor absorption through the outer bark surface.

However, the time needed to reach maximum thickness differed between the bark of teak trees at the study site and the bark blocks used in the experiment. While more than 97 days were required for the bark blocks to reach hydrous equilibrium at 93% RH in the BWA, only 18 days were required for the stem circumference to reach its peak after the start of a rainfall event in the field (Fig. 2-6a, b). This may have been due to differences in the diffusive resistance of water vapor in the bark boundary layer. Air convection in the chamber in which each bark block was sealed was certainly lower than that in the field. Therefore, the diffusive resistance of water vapor at the bark boundary layer in the chamber was probably higher than that in the field. Higher diffusive resistance in the bark boundary layer may have increased the time required to reach equilibrium. It is also possible that water flow on the stem surface (stem flow) due to rainfall was

absorbed by the outer bark of C1 and C3, resulting in a rapid increase in stem circumference. This increase continued when the relative humidity was much lower than 100% and stem flow was absent, suggesting that rainwater may be stored on the outer bark surface and gradually penetrate the bark. The rough surface of outer bark has been reported to temporarily hold water originating as stem flow (Levia & Frost 2003). Water stored on the rough surface of outer bark may require some time to penetrate the bark and increase its thickness. However, even though rain event A lasted for less than 2 days, 18 days were needed for the stem circumference to increase to its peak. Thus, further experiments on liquid water absorption by bark blocks should be performed to clarify whether the increase in SCF was caused by rainwater absorption via the outer bark surface.

2.4.2 SCF decreased process in the dry season

After rain events in the dry season, SCF reached a peak and then decreased (Fig. 2-5a). Stem circumference has been reported to decrease with a decrease in stem water content when the amount of water transpired by the leaves exceeds that absorbed by the roots under dry conditions characterized by high VPD and low soil moisture content (Steppe *et al.* 2015). However, SCF decreased in C3 despite sap flow having stopped (Fig. 2-5a, b).

The results of the BWD experiment indicate that the u and S_e of the teak bark block decreased through the release of water vapor to the air via the outer bark surface (Fig. 2-7c, d). This suggests that release of water vapor through the outer bark surface is a factor driving the decrease in stem circumference during the dry season. The SCF decrease began more slowly in C3, in which sap flow had stopped prior to rain event A, than in C1, in which sap flow did not stop until 56 days after rain event A (Fig. 2-5a, b). This difference suggests that water stored in the stem of C1 was consumed both through transpiration by leaves and water vapor release from the bark to the atmosphere, while that stored in the stem of C3 was consumed only through the latter process.

VPD at the study site increased after rain event A, exceeding 20 hPa just before rain event B (Fig. 2-4c). The mean RH and VPD between the day on which the SCF of C3 began to decrease and the day of rain event B were 45.2% and 20.2 hPa, respectively, which are similar to

the levels of 10.8% RH and 20.9 hPa (when converted to VPD at 20°C) used for the BWD experiment. The S_e of the bark block at 10.8% RH was 2.53% when the bark block reached hydrous equilibrium in the BWD experiment. The decrease in S_e from 13.24% at 93.0% RH in the BWA experiment to 2.53% at 10.8% RH in the BWD corresponds to a decrease in stem circumference of 7.94 mm for a tree with a mean bark thickness of 11.80 mm. This value is similar to the SCF decrease of 7.65 mm observed in C3 between the peaks after rain event A and rain event B (between β and δ in Fig. 2-6b). Additionally, the stem circumference of C3 required 45 days to reach its minimum during its decrease after rain event A (between β and δ in Fig. 2-6b). In the BWD experiment, 46 days were needed to reach hydrous equilibrium at 10.8% RH (Table 2-3). Thus, no difference was observed in the desorption period between trees in the field and bark blocks in the experiment, in contrast to the adsorption process. These findings indicate that water vapor release from the stem to the atmosphere through the outer bark surface can be a major driver of stem circumference fluctuations in teak trees without sap flow.

第3章 チーク樹皮の水分吸脱着特性評価

第1節 はじめに

3.1.1 樹皮の水蒸気透過性の評価

第2章よりチークの立木において外樹皮面を介して樹皮-大気間の水蒸気の入りが生じることが確認され、外樹皮面を介して液相水の浸入が生じることが示唆された。樹皮の水分透過性は外樹皮のコルク組織の厚さや密度、樹皮表面の粗度と関係していることが報告されており (Groh *et al.* 2002; Lenzian 2006)、樹皮の形質形態とその水分透過性には密接な関わりがあると考えられる。特に形質形態が多様な熱帯季節林の樹種では樹皮の水分透過の有無や水分透過性が樹種ごとに大きく異なると考えられる。熱帯季節林では乾湿の季節変動が激しく、外樹皮面を介した樹皮-大気間の水分交換はその地域に生育する樹木の水利用に影響を与えると考えられる。

今後、熱帯モンスーン林に生育する樹木の水利用における樹皮の役割の差異を解明するうえで水分透過性の樹種間での比較は有用な手段であり、そのためには樹皮の水分透過性を評価する実験手法と水分透過性を数値化する定量的な評価指標の確立が必要不可欠である。本章では、水蒸気の入りを外樹皮面のみ限定したチークの樹皮片(以下、樹皮片)を用いた吸湿実験、脱湿実験の結果における相対湿度条件ごとの平衡含水率(水分吸着等温線)の解析や、水分吸脱着量の経時変化の解析から樹皮片の水分子吸脱着に関する特性の指標(水分吸脱着特性のパラメータ)を導出し、樹皮の水蒸気の透過性の定量的な評価指標として利用を検証した。また、樹皮の外樹皮面を介した水蒸気の吸脱湿による水分吸脱着特性の特徴を把握するため、樹皮片の水分吸脱着特性のパラメータを広葉樹の内樹皮や辺材、コルク組織、木屑などの木質系材料の水分吸脱着特性のパラメータの文献値と比較した。

3.1.2 熱帯モンスーン林の樹皮の樹木水利用における役割

樹種間や樹木の生息域間における樹木の樹皮の形質形態の差異に注目した研究例は多く、樹皮の形質形態の決定要因については盛んに議論が行われてきた(Rosell *et al.* 2014; Rosell 2016). 樹木の樹皮は病虫害・火災・乾燥からの保護をはじめ、樹体の支持機能、水分・養分の貯蔵など多様な役割を担っており、樹皮の形質形態はこれらの能力に大きく関わるが、材密度の高い樹皮組織は内部組織の保護機能や樹体の支持機能は高い一方で、貯水能力や養分の貯蔵能力では劣るなどすべての機能を両立することは困難であり、各樹木の生息域の環境における各役割の必要性の高さに応じて樹木の樹皮の形質形態は樹種間・生息域間で多様な形質形態をとるとされている (Rosell *et al.* 2014). 樹皮の樹木の水利用における役割においても、内部組織の水分放出を妨げる役割と生理活動に用いるための吸水経路としての役割の両立は困難であると考えられる。樹皮において水分透過の阻害を担うコルク組織が厚く、表面の粗度が平滑な樹皮ほど水分透過性が低いため(Groh *et al.* 2002; Lenzian *et al.* 2006)、樹幹に貯えた水分の保護に適していると考えられる。一方でこのような樹皮では外樹皮における水蒸気や液相水の透過性が低く、外樹皮面を介した水分の吸収は困難であると考えられる。

環境の乾湿の季節変動が激しい熱帯モンスーン林において外樹皮面を介した水分の出入りは、雨季においては蒸散に必要な水分を補うため樹木水利用において有利に働く可能性がある一方で、乾季には外樹皮面からの水蒸気放出により樹幹の水分の損失を招くことが考えられる。このことより樹皮の水分透過性によってその樹木の水利用において樹皮が果たす役割は異なると考えられ、乾季における樹体内の水分の保護と雨季における蒸散流の補填のどちらをより重要視しているかによって各々の樹皮の形質形態や水分透過性が異なると考えられる。

第 2 節 手法

3.2.1 Hailwood-Horrobin 理論を用いた水分吸着等温線の解析

解析には BWA, BWD の結果より得られた水分吸着等温線(Fig. 3-1)を用いた。木質系材料における水分子の吸着は多分子層吸着であり、細胞壁の非結晶領域(セルロース鎖同士の結合が結合していない領域)のセルロース鎖の OH 基と水素結合を形成し吸着した水分子(単分子層吸着)の上に、更にファンデルワールス力によって水分子が吸着すると考えられている (Skaar 1972)。木質系材料の水分吸着等温線を再現する理論式として様々な数理モデル式が提案され用いられている (Skaar 1972)。本研究では高分子への水分子吸着の理論であり木質系材料の水分吸着等温線の再現に用いられる Hailwood-Horrobin 理論(以下 H&H 理論, Hailwood *et al.* 1946)を採用した。

H&H 理論において水分を吸収した木質系材料の分子は、乾燥吸着媒(水分が吸着していない木質系材料分子)、水和物(水分が単分子層吸着した木質系材料分子)、木質系材料分子に吸着していない溶解水の 3 つに分けられ、それぞれのモル量(mol)を X_0 , X_h , X_s とする。すると、乾燥吸着媒、水和物、溶解水の活性度 A_0 , A_h , A_s はそれぞれ以下のように示すことができる。

$$A_0 = \frac{X_0}{X_0 + X_h + X_s} \quad \text{数式 3.1a}$$

$$A_h = \frac{X_h}{X_0 + X_h + X_s} \quad \text{数式 3.1b}$$

$$A_s = \frac{X_s}{X_0 + X_h + X_s} \quad \text{数式 3.1c}$$

含水平衡状態ではこの 3 成分が平衡状態であり、溶解水と乾燥吸着媒による水和物形成の際の化学反応の平衡定数 K_1 、水蒸気から溶解水が形成される際の化学反応の平衡定数 K_2 は以下の数式で表すことができ、また X_h , A_s は以下のように置き換えることができる。

$$K_1 = \frac{A_h}{A_0 A_s} = \frac{X_h}{X_0 A_s}, \quad \text{or} \quad X_h = K_1 X_0 A_s \quad \text{数式 3.2}$$

$$K_2 = A_s / h, \quad \text{or} \quad A_s = K_2 h \quad \text{数式 3.3}$$

ここで h は相対水蒸気圧である。

木質系材料中において乾燥吸着媒に単分子層吸着した水和物のモル濃度は $X_h / (X_h + X_0)$ であり、数式 3.2, 数式 3.3 を用いて以下のように示すことができる。

$$\frac{X_h}{X_h+X_0} = \frac{K_1 X_0 K_2 h}{K_1 X_0 K_2 h + X_0} = \frac{K_1 K_2 h}{K_1 K_2 h + 1}, \quad \frac{X_s}{X_h+X_0} = \frac{K_2 h}{1-K_2 h} \quad \text{数式 3.4}$$

また、多分子層吸着した溶解水のモル濃度(mol/mol)は $X_s/(X_h+X_0)$ であり、数式 3.1c より以下のように変換できる。

$$\frac{X_h+X_0}{X_s} = \frac{1}{A_s} - 1 = \frac{1-A_s}{A_s} \quad \text{数式 3.5}$$

また数式 3.5 は数式 3.3 を用いて以下のように示すことができる。

$$\frac{X_s}{X_h+X_0} = \frac{K_2 h}{1-K_2 h} \quad \text{数式 3.6}$$

単分子層吸着量と多分子層吸着量の合計は乾燥状態の木質系材料の単位モル量当たりの、木質系材料に吸着している水分子のモル量である。ここからある相対湿度条件下における平衡含水率(m ; gH₂O/g)は数式 3.4, 数式 3.6 を用いて変換した以下の数式(以下 H&H 理論式)で導出可能である。

$$m = m_h + m_s = \frac{18}{M} \left(\frac{X_h+X_s}{X_h+X_0} \right) = \frac{18}{M} \left(\frac{K_1 K_2 h}{K_1 K_2 h + 1} \right) + \frac{18}{M} \left(\frac{K_2 h}{1-K_2 h} \right) \quad \text{数式 3.7}$$

ここで、 m_h , m_s はそれぞれある湿度条件下(h)での単分子層吸着量と多分子層吸着量、 M は 1 モルの水分子の吸着が生じる吸着サイトを形成するために必要な木質系材料の分子量 (molH₂O/g) である。

数式 3.4 を h/m について解くと、

$$\frac{h}{m} = \frac{M}{18} \left(\frac{1}{K_2(K_1+1)} \right) + \frac{M}{18} \frac{(K_1-1)}{K_2(K_1+1)} h - \frac{M}{18} \frac{K_1 K_2}{K_1+1} h^2 \quad \text{数式 3.8}$$

ここで

$$A = \frac{M}{18} \left[\frac{1}{K_2(K_1+1)} \right], \quad B = \frac{M}{18} \frac{(K_1-1)}{K_2(K_1+1)}, \quad C = \frac{M}{18} \frac{K_1 K_2}{K_1+1} \quad \text{数式 3.9}$$

と置き換えることで数式 3.7 は $h/m=A+Bh+Ch^2$ となる。 A , B , C は各湿度条件(h)と平衡含水率 $u(h)$ との関係のプロットを二次関数回帰することにより、最小二乗法を用いて導出することができる。導出された A , B , C を数式 3.9 にあてはめ、連立方程式として解くことで K_1 , K_2 , M の導出が可能である。なお、 h/m と h のプロットが上凸の二次関数を描くことが、H&H 理論の適用条件である。

K_1 と K_2 の積算値($K_1 K_2$)は水蒸気から水和物形成までの化学反応の平衡定数を示しており、 K_1 , $K_1 K_2$ は木質系材料の水分親和性を示す指標となる。また $1/M$ は木質系材料の分子量 1g あたりの水分子吸着サイト数であり、 $1/M$ に水分子の分子量 18 g/mol を乗算することで木質系材料 1g あたりに吸着する水分量 (gH₂O)を算出することができる。

以上の H&H 理論を BWA, BWD より得られた水分吸着等温線(Fig. 3-1)に適用し、樹皮片の水分吸脱着特性のパラメータを導出する。

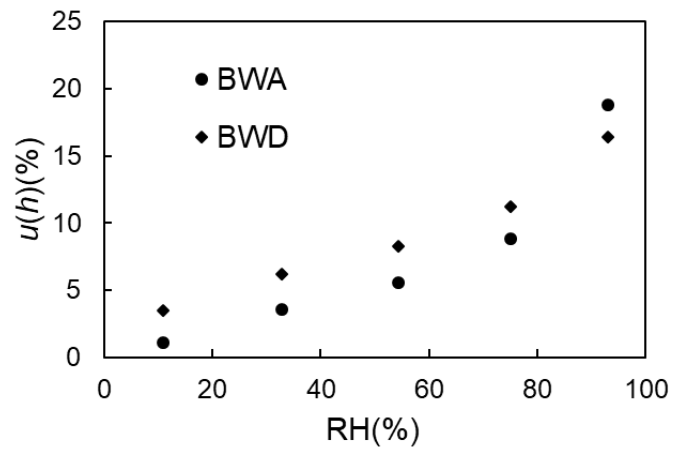


Fig. 3-1. BWA と BWD における各相対湿度条件での平衡含水率(水分吸着等温線).

3.2.2 含水率の経時変化の解析

Bessho & Nakano (2009)や Nakai *et al.* (2009)において熱処理木材や木屑、木炭の吸脱湿実験における水分吸脱着量の経時変化のプロットが、時間軸を対数変換することによりシグモイドカーブを描くことを利用し、ロジスティック関数曲線で回帰することにより水分子の吸着過程、脱着過程の特性化を試みている。BWA, BWD で計測された樹皮含水率の経時変化(Figs. 3-2a, b)は、経過時間 $t(\text{hour})$ を対数変換($x=\ln[t]$)することでシグモイド曲線に類似した形状を示すため(Figs. 3-2c, d), 含水率と経過時間の対数変換値の関係のロジスティック関数曲線回帰より特性化することが可能である。

ロジスティック関数は代表的な非線型微分方程式のひとつである以下の数式 (数式 3.11) の解のひとつとして記述される関数である (数式 3.12)。

$$\frac{dy}{dx} = \frac{a}{b}y(b - y) \quad \text{数式 3.11}$$

$$y = \frac{b}{1+c\exp(-ax)} \quad \text{数式 3.12}$$

よって BWA における含水率の経時変化 $u(h)$ を, 数式 3.13 を用いて回帰を行う。また BWD において平衡含水率 $u(h)$ が 0 に収束しないことを考慮し, 実験開始から 263 日後の含水率を $u(h)$ とみなし, 数式 3.14 を用いて回帰を行う。

$$u(t) = \frac{b}{1+c\exp(-ax)} \quad \text{数式 3.13}$$

$$u(t) = \frac{b-u(h)}{1+c\exp(-ax)} + u(h) \quad \text{数式 3.14}$$

数式 3.13, 3.14 の定数パラメータ a , b , c は Microsoft Excel のソルバー機能を用い, 実測結果のプロットとの最小二乗法より算出した。 b は最大含水率であり吸湿実験においては平衡含水率を示す。 ab , $ab/4$ は吸着サイト数, 最大吸脱着速度のパラメータである。 $\ln[c]/a$ は最大吸脱着速度 $ab/4$ へ到達するまでに要する時間(x)であり, また水分子の吸着量が最大値の半分($b/2$)に到達するまでに要する時間であるため, 水分の吸脱着に要する時間の指標として用いることが可能である。

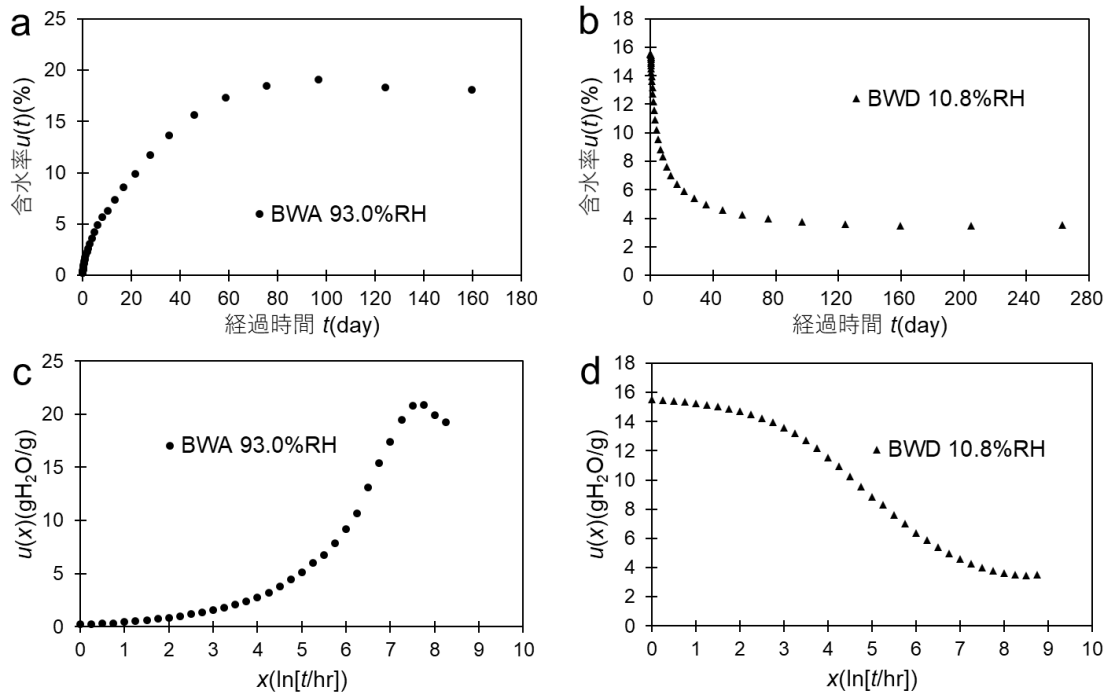


Fig. 3-2. 93.0%相対湿度条件のBWA, 10.8%相対湿度条件のBWDにおける含水率の経時変化(a,b)と時間軸を対数変換した際の含水率の経時変化(c,d).

第3節 結果

3.3.1 Hailwood-Horrobin 理論の適用

水分吸着等温線への H&H 理論の適用により, BWA と BWD の両方の等温線を精度よく再現することができた (Fig 3-3). H&H 理論式により再現された水分吸着等温線は BWA では指数関数曲線, BWD では逆シグモイド曲線に近い形状を示した.

H&H 理論解析による吸脱着特性のパラメータ K_1 , K_2 , M は BWA において 2.17, 0.83, 412.0 であり, BWD において 16.40, 0.72, 328.2 であった (Table 3-1). M , K_2 の数値は BWA の方が BWD より大きかったのに対し, K_1 の数値は BWA の方が BWD をより小さかった.

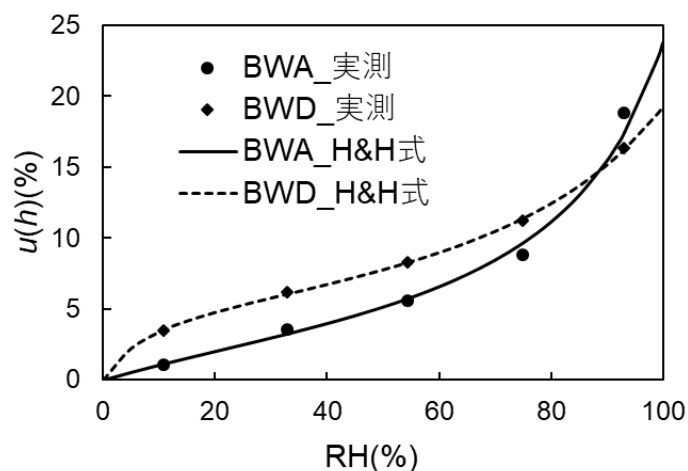


Fig. 3-3. BWA, と BWD における水分吸着等温線と H&H 理論式による解析値.

Table 3-1. BWA と BWD の水分吸着等温線の H&H 理論解析における吸脱着特性のパラメータ.

	K_1	K_2	$M(\text{g/molH}_2\text{O})$
BWA	2.17	0.83	412.0
BWD	16.40	0.72	328.2

3.3.2 ロジスティック関数回帰

吸湿・脱湿過程の経過時間の対数変換値に対する樹皮片の含水率のプロットは BWA と BWD の両方のすべての相対湿度条件においてロジスティック関数曲線によっておおむね再現できた(Fig. 3-5a, b). 特に BWD においてロジスティック関数曲線による再現度が高かったが, BWA では実験終盤($x > 6$)において再現度が低くなる傾向がみられた(Fig. 3-5a, b). ロジスティック関数回帰のパラメータを相対湿度間で比較すると, BWA の 10.8%の相対湿度条件での b , ab , $\ln[c]/a$ の数値が他の相対湿度条件と比較して顕著に大きく, それ以外の相対湿度条件では BWA において b , ab , $ab/4$ は相対湿度が高いほど数値が大きい傾向が見られ, 一方で $\ln[c]/a$ は相対湿度が低いほど数値が大きい傾向が見られた(Table 3-2). BWD では 10.8%の相対湿度条件で ab , $ab/4$ の値が最も小さいが, 32.8%, 54.3%, 75.0%の相対湿度条件では ab , $ab/4$ の数値は同程度であり, $\ln[c]/a$ の値にはすべての相対湿度間でほとんど差が見られなかった(Table 3-2). 相対湿度条件に関わらず BWD より BWA で $\ln[c]/a$ の数値が大きい傾向が見られた (Table 3-2).

Table 3-2. BWA, BWD における各相対湿度条件下でのロジスティック関数回帰の水分吸脱着特性パラメータ.

Parameter	BWA				
	10.8%RH	32.8%RH	54.3%RH	75.0%RH	93.0%RH
b	2.582	0.092	0.138	0.146	0.252
$ ab $	0.865	0.042	0.065	0.079	0.238
$ ab/4 $	0.216	0.010	0.016	0.020	0.057
$ \ln[c]/a $	23.90	8.85	8.88	7.88	6.43

Parameter	BWD			
	10.8%RH	32.8%RH	54.3%RH	75.0%RH
b	0.146	0.171	0.166	0.162
$ ab $	0.136	0.187	0.173	0.162
$ ab/4 $	0.034	0.047	0.043	0.041
$ \ln[c]/a $	4.76	4.75	4.78	4.77

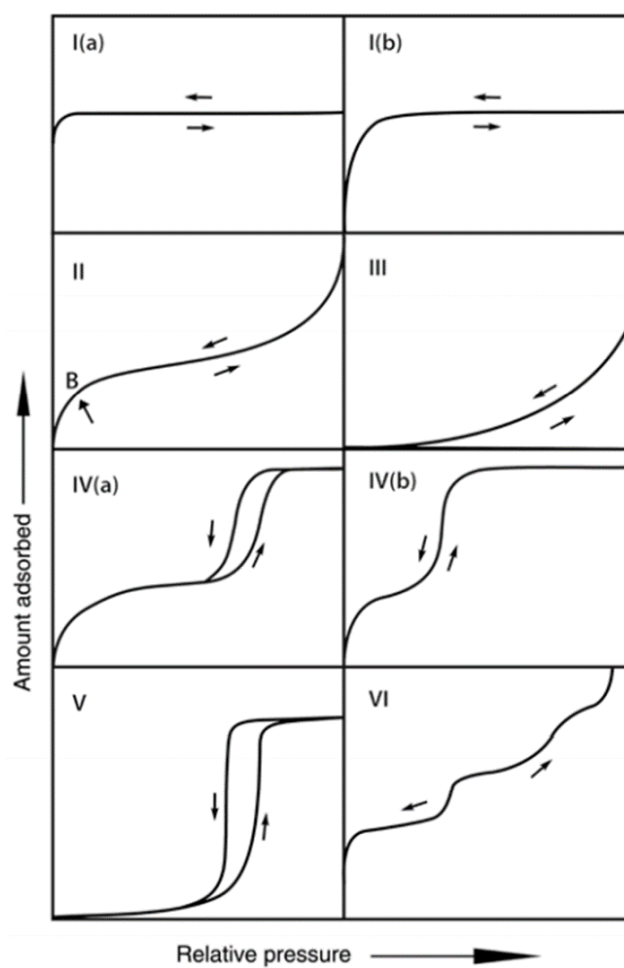


Fig. 3-4. IUPAC による吸着等温線の分類(Thomess *et al.* 2015).
 II型とIII型は多分子層吸着の吸着等温線であり，単分子層吸着の相互作用が大きい場合にII型，単分子層吸着と多分子層吸着の相互作用の大きさに差が見られない場合にIII型の形状となる．

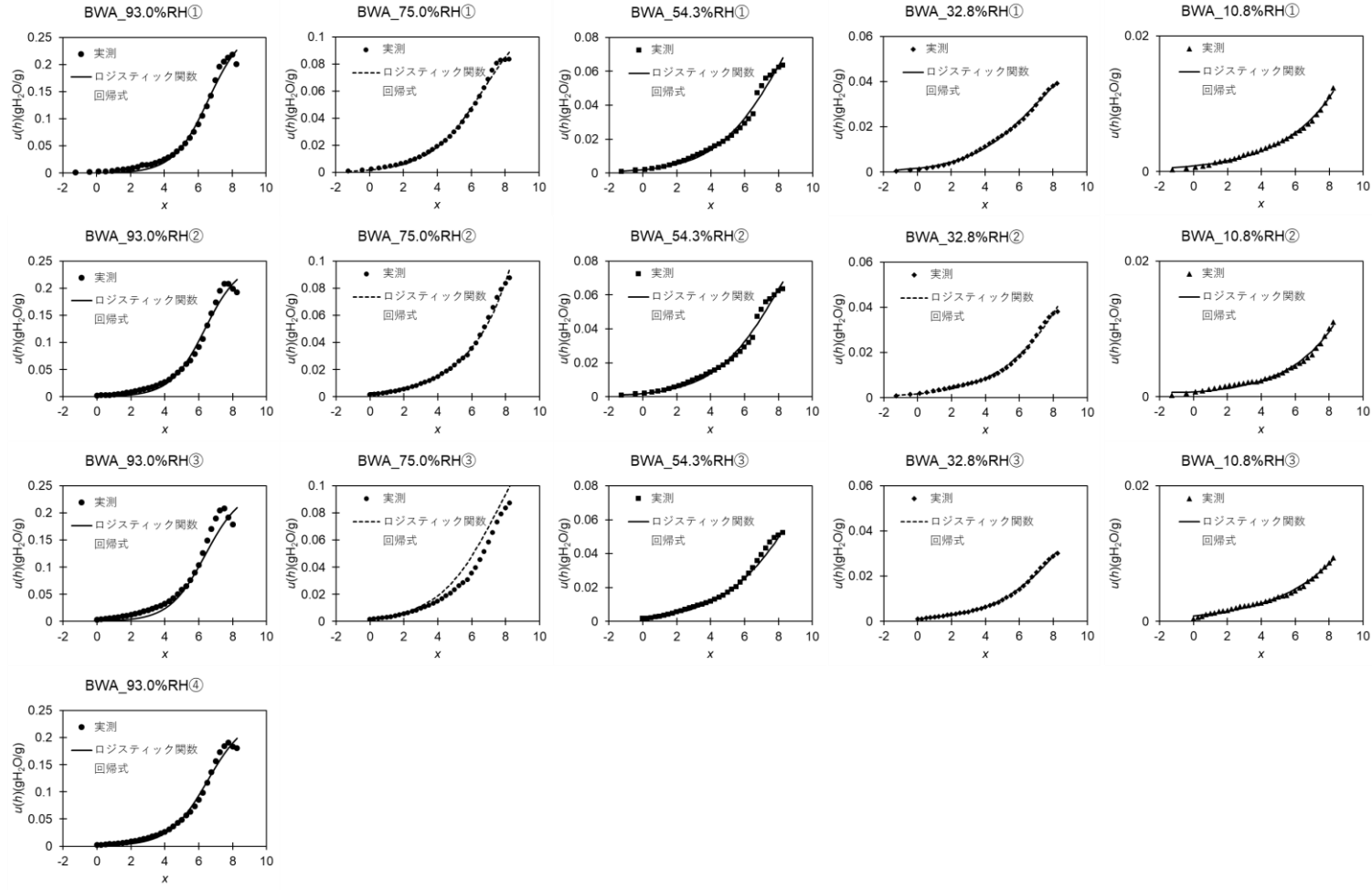


Fig. 3-5a. BWA における含水率の経時変化の実測値とロジスティック関数による回帰曲線.

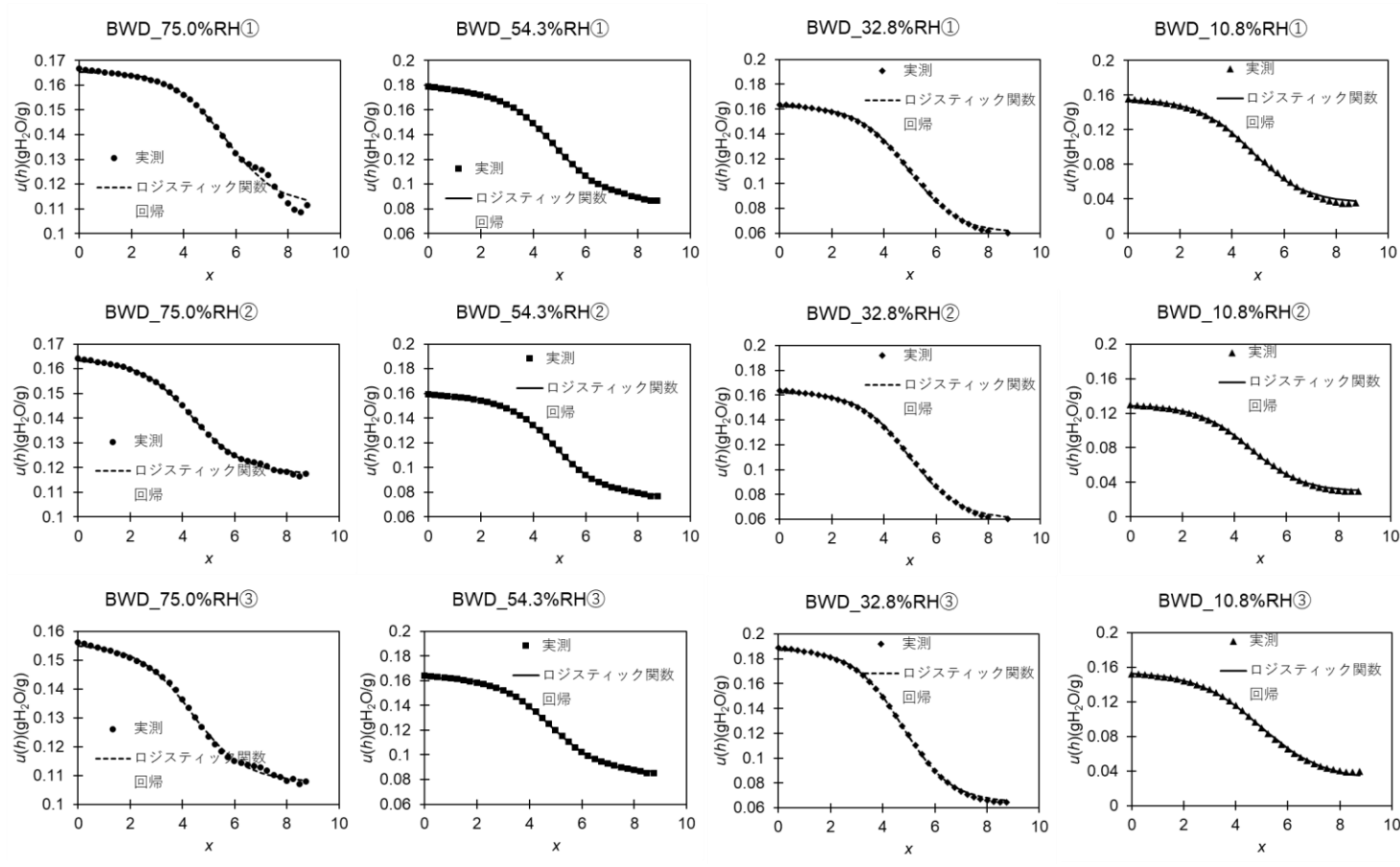


Fig. 3-5b BWD における含水率の経時変化の実測値とロジスティック関数による回帰曲線.

第4節 考察

3.4.1 外樹皮面を介した水蒸気の吸脱湿における樹皮片の水分親和性の評価

BWA, BWD の結果より得られた水分吸着等温線に H&H 理論を適用した結果, BWA の等温線は指数関数曲線に, BWD の等温線は逆シグモイド曲線に近い形状を示した(Fig. 3-3). これらの形状は IUPAC の定める吸着等温線の分類を適用すると(Thomess *et al.* 2015), BWD では多くの木質系材料における水分吸脱着過程(Okoh & Skaar 1980; Nakai *et al.* 2009)と同様に II 型の吸着等温線を示したが, BWA では III 型の吸着等温線を示した(Fig. 3-3, 3-4). II 型の吸着等温線は吸着質(乾燥木材に吸着する水分子)と吸着媒(乾燥木材)における単分子層吸着で生じる相互作用が多分子層吸着における吸着質同士の吸着で生じる相互作用を大きく上回る場合に観測され, 一方で III 型の吸着等温線は単分子層吸着で生じる相互作用と多分子層吸着で生じる相互作用に大きな差が見られない場合に観測される(Thomess *et al.* 2015). 樹皮片でみられた水分吸着過程と水分脱着過程における吸着等温線の形状の差異は, 木部組織や内樹皮, コルク組織などの木質系材料における研究例では報告されていない(Okoh & Skaar 1980; Lequin *et al.* 2010). 木質系材料における水分子の単分子層吸着は水素結合によるものであり, ファンデルワールス力などの分子間力による結合である多分子層吸着と比較してその相互作用は大きい(Skaar 1972). これはセルロースを主成分とする樹皮においても同様であると考えられる. 一方で BWA において水分吸着等温線の形状は III 型であるため, 樹皮片の水分吸着過程において単分子層吸着による相互作用は, 多分子層吸着による水分子間の相互作用と比較して大きくないことが示唆された.

BWA において, 水分親和性のパラメータ K_1 , $K_1 K_2$ の数値は, 針葉樹の辺材や心材の文献値 (Koumoutsakos & Avramidis 1999)や 10 種類の広葉樹の内樹皮, 辺材の相対湿度条件ごとの平衡含水率の文献値(Okoh & Skaar 1980)に H&H 理論を適用し算出した数値と比較して顕著に小さい(Table 3-4). この数値が低いほど吸着媒の水分との親和性が低いことを示しており, チークの樹皮の細胞壁表面は水分吸着過程において木質系材料よりも水分親和性が低いと評価された. 一方, BWD における K_1 , $K_1 K_2$ の数値は他の木質系材料の吸脱着過程における K_1 , $K_1 K_2$ の数値と同程度であった(Table 3-4). よって水分脱着過程においては, 樹皮片の細胞壁表面は一般的な木質系材料と同様に水分親和性が高いと評価された. また BWA と BWD における K_1 , $K_1 K_2$ の数値の差が他の木質系材料より大きかった(Table 3-4). これより樹皮片では他の木質系材料と比較して水蒸気の吸着過程と脱着過程で水分吸着特性に差が見られることが示唆された.

Table 3-3. 10 種類の広葉樹(Sweetgum, Hickory, So Red Oak, White Oak, Yellow Poplar, Sweetbay, White Ash, Green Ash, Red Maple, American Elm)の内樹皮と辺材の水分吸着過程と水分脱着過程における各相対湿度条件下の平衡含水率の平均値 (Okoh & Skaar 1980).

Xylem adsorption		Xylem desorption	
相対湿度(%)	平衡含水率(%)	相対湿度(%)	平衡含水率(%)
37.0	7.01 ± 0.33	53.0	8.20 ± 0.38
51.4	8.95 ± 0.34	56.4	12.15 ± 0.43
71.2	12.55 ± 0.40	72.8	15.95 ± 0.47
86.2	17.13 ± 0.51	81.8	19.11 ± 0.62
94.1	21.74 ± 0.74		

Inner bark adsorption		Inner bark desorption	
相対湿度(%)	平衡含水率(%)	相対湿度(%)	平衡含水率(%)
32.3	6.59 ± 0.51	38.5	8.47 ± 0.51
50.6	8.91 ± 0.59	49.8	10.17 ± 0.48
65.9	11.61 ± 0.79	63.3	12.46 ± 0.53
73.3	13.31 ± 0.96	71.1	14.13 ± 0.65
81.8	15.90 ± 1.14	80.0	16.97 ± 0.95
87.3	18.53 ± 1.40		
95.0	23.02 ± 2.00		

Table 3-4. BWA と BWD における水分吸着等温線と、広葉樹の内樹皮と木部組織の水分吸脱着過程における水分吸着等温線(Table 3-3)への H&H 理論解析による水分吸脱着特性のパラメータ。広葉樹の内樹皮と辺材の数値は 10 種類の広葉樹種における相対湿度条件ごとの平衡含水率の平均値(Okoh & Skaar 1980)に H&H 理論を適用し算出した値。

		K_1	K_2	K_1K_2	18/M(gH ₂ O/g)
Bark block (Teak)	BWA	2.17	0.83	1.79	0.0437
	BWD	16.40	0.72	11.83	0.0548
Hardwood inner bark	Adsorption	13.43	0.79	10.59	0.0591
	Desorption	15.25	0.76	11.54	0.0693
Hardwood xylem	Adsorption	12.42	0.78	9.65	0.0594
	Desorption	6.26	0.71	4.46	0.0871

3.4.2 樹皮片の水分の吸脱着に要する時間

93.0%の相対湿度条件の BWA と 10.8%の相対湿度条件の BWD におけるロジスティック関数回帰より算出されたパラメータ $\ln[c]/a$ の値は水分吸着過程では 6.43, 水分脱着過程では 4.76 であり (Table 3-5), 通常的时间軸においてそれぞれ 25.8 日, 4.9 日に相当する. BWA における $\ln[c]/a$ は木屑や木炭における $\ln[c]/a$ の文献値 (Nakai *et al.* 2009; Table 3-5) や水蒸気の入りを半径方向に限定した広葉樹材の吸湿実験において平衡含水率の半分に到達するまでに要した時間 (ブナで 2.7 日, ナラで 3.6 日; 横田 & 後藤 1963) と比較して大きい. このことから, チークの樹皮は外樹皮面を介した吸湿において他の木質系材料と比較して水分の吸着に長時間を要することが示された. 一方で, BWD における $\ln[c]/a$ の数値は木屑における水分脱着過程より高く, 木炭における水分脱着過程と同程度であった (Table 3-5). また, 水蒸気の入りを半径方向に限定した広葉樹材の脱湿実験において平衡含水率の半分に到達するまでに経過した時間 (ブナで 1.0 日, ナラで 1.55 日; 横田 & 後藤 1963) よりも少々長い時間を要する. このことから, チークの樹皮は外樹皮面を介した脱湿において水分の脱着に木炭と同程度, 木屑や広葉樹の木材と比較して長い時間を要することが示された.

また樹皮片において, 93.0%の相対湿度条件の水分吸着過程より 10.8%の相対湿度条件の水分脱着過程で $\ln[c]/a$ の数値が大きく, これらの数値の差は木屑や木炭における水分吸着過程と水分脱着過程の $\ln[c]/a$ の数値の差より大きかった (Table 3-5). よってチークの樹皮は外樹皮面を介した水蒸気の入りに関して水分の吸着と脱着の進行速度に大きな差が見られることが示唆された.

Table 3-5. 樹皮片, 木屑, 木炭の水分吸着過程, 水分脱着過程のロジスティック関数回帰のパラメータ. 木屑と木炭は Nakai *et al.* 2009 における文献値.

Parameter	Bark block (Teak)		Wood waste		Chacoal produced	
	BWA 93.0%RH	BWD 10.8%RH	Adsorption process	Desorption process	Adsorption process	Desorption process
b	0.252	0.146				
$ ab $	0.238	0.136	0.207	0.226	0.259	0.192
$ ab/4 $	0.057	0.034	0.052	0.056	0.065	0.048
$ \ln[c]/a $	6.43	4.76	3.845	4.205	3.362	4.769

3.4.3 外樹皮のコルク組織による水分子吸着，水蒸気透過の制限

樹皮片の水分吸着等温線の解析と含水率の経時変化を解析した結果より，チークの樹皮は水分吸着過程において水分親和性が低く，水分の吸着に要する時間が長いことが明らかになった．樹皮片において水分との親和性が低い要因として，外樹皮のコルク組織の性質による影響が考えられる．樹木の外樹皮を形成する組織の一つであるコルク組織において細胞壁にはスベリンが含まれている (Angyalossy *et al.* 2016; Vishwanath *et al.* 2015)．スベリンは植物特有の疎水性の物質であり，スベリンを塗布したセルロース表面に液相水を滴下した際に無処理の場合と比較して液滴の接触角が増加したことが報告されている (Handiso *et al.* 2021)．このことより，コルク組織の細胞壁の表面は木材の細胞壁やセルロースの表面と比較して水分親和性が低く，スベリンによる細胞壁への水分子吸着の阻害が主に単分子層吸着によって含水率が増加する低い相対湿度条件において平衡含水率の低下を引き起こす要因であったと考えられる．ヨーロッパナラのコルク組織への水蒸気吸着についての研究例 (Lequin *et al.* 2010)においても，コルク組織の水分吸着等温線が疎水性を示した要因として細胞壁のスベリン化による影響であると主張している．チークの外樹皮においても他の樹種の外樹皮と同様にコルク組織が存在し，スベリンが含まれていることが報告されている (Baptista *et al.* 2013)．

以上より，吸湿実験において樹皮片の水分親和性が低く評価された要因として，スベリンによる外樹皮への水分子吸着の阻害の影響が考えられた．一方で，10種類の広葉樹の内樹皮と辺材を用いた吸湿・脱湿実験における相対湿度条件ごとの平衡含水率の平均値 (Okoh & Skaar 1980; Table 3-3)に H&H 理論を適用した結果，内樹皮の吸湿・脱湿実験における水分親和性のパラメータ K_1 , K_1K_2 の数値は辺材よりも大きい (Table 3-4)．このことより，内樹皮は木材より水分親和性が高いと考えられる．樹皮片では内樹皮組織が体積全体の大部分を占めているため，樹皮片の水分吸脱着特性が外樹皮やコルク組織によって決定されるとは考え難く，水分親和性は高いと評価されると考えられる．93.0%の相対湿度条件の BWA において，樹皮含水率の経時変化のロジスティック関数回帰のパラメータ $\ln[c]/a$ の数値が他の木質系材料と比較して大きく，樹皮片が含水平衡状態に至るまでに長時間を要すると考えられる．この要因として，外樹皮のコルク組織による水蒸気透過の阻害の影響が考えられる．木質系材料において細胞腔内(シンプラスト経路)や細胞壁内 (アポプラスト経路)を透過し水蒸気が輸送されると考えられており (Terasawa 1994)，コルク組織において，細胞壁にスベリンが堆積することによってアポプラスト経路における分子の移動が妨げられ，液体や気体の透過性が低下すると考えられている (Vishwanath *et al.* 2015)．BWA では外樹皮面以外の裁断面を塞ぐことで水蒸気の浸入を外樹皮面に限定しているため，樹皮片へ浸入した水蒸気は必ずコルク組織を透過する必要があるため，これによって内樹皮への水蒸気の浸入が阻まれることで内樹皮の細胞壁への単分子層吸着が進行しないことにより，他の木質系材料と比較して水分の吸着に長い時間を要したと考えられる．

3.4.4 樹皮片における水分の吸着特性と脱着特性の差異

樹皮片は、水分吸着過程では針葉樹の辺材や心材、広葉樹の内樹皮や辺材などの木質系材料と異なる型の吸着等温線を示したのに対し、水分脱着過程では他の木質系材料と同様にII型の吸着等温線を示した(Fig. 3-3). さらに、樹皮片の水分脱着過程における水分親和性に関わるパラメータ K_1 , K_2 は辺材や内樹皮における文献値(Okoh & Skaar 1980; Koumoutsakos & Avramidis 1999)の範囲内であった(Table 3-4). 含水率の経時変化のロジスティック関数回帰のパラメータ $\ln[c]/a$ の数値は、木屑や木炭の文献値(Nakai *et al.* 2009)と比較して大きな差はみられなかった(Table 3-5). このような水分の吸着過程と脱着過程間の特性の大きな差異は他の木質系材料においては報告されていない.

水分吸着過程と水分脱着過程の間で $\ln[c]/a$ に大きな差が見られる要因として、外樹皮が水蒸気の透過において浸入過程と放出過程で透過性が異なるといったアシンメトリーを發揮する可能性が考えられる. 樹木の幹の周皮(表皮とコルク組織)はその含水率の増加によって水分の透過性が指数関数的に変化することが報告されており(Schönherr & Ziegler 1980), その要因は水分子吸着による細胞壁の細孔径の拡大や、セルロース繊維に吸着しておらず木質系材料内に液体として存在する自由水による水分移動経路の形成によるものであると考えられている(Schönherr & Schmidt 1979). 木材でも同様に含水率の増加が細孔の拡大を引き起こすため、水蒸気の拡散係数が増加することが報告されている(横田 & 後藤 1963). 本実験では樹皮片への水蒸気の出入りが外樹皮面に限定されていたため、樹皮内外の水蒸気は必ずコルク組織を透過する必要があった. BWA では絶乾状態から吸湿を開始した一方、BWD では相対湿度 93.0%条件下で 97 日間吸湿させた後に脱湿を開始した. このように樹皮片の初期含水率が大きく異なったため、吸湿初期の水蒸気透過性が低かった可能性がある. また、樹皮のコルク組織に含まれるスベリンが細胞壁表面への水分吸着を阻害することが、水分吸着過程と水分脱着過程の間で水分の吸脱着に要する時間のパラメータである $\ln[c]/a$ に大きな差が見られた原因であると考えられる.

BWA の水分吸着等温線において低い相対湿度条件下の平衡含水率が低く、H&H 理論解析において水分親和性が低いと評価された要因としてコルク組織の細胞壁の疎水性の影響は挙げられた. しかしヨーロッパナラのコルク組織の吸湿・脱湿実験における吸着等温線には形状の大きな差はみられない(Lequin *et al.* 2010). ここで BWA における 10.8%, 32.8%, 54.3% の相対湿度条件において、経過時間 x の数値が 8.25 (実験開始から 159 日経過) に達しても含水率増加が停滞する様子が見られなかった(Fig. 3-5a). この傾向は低い相対湿度条件下でより顕著に表れている. また上記の相対湿度条件において平衡含水率を示すパラメータ b は計測終了時の含水率と比較して数値が大きかった(Table 3-5). これらのことは、BWA における 10.8%, 32.8%, 54.3% の相対湿度条件では、実験開始から 159 日経過しても含水平衡状態に達していなかったことを示唆しており、水分吸着過程の低湿度条件における平衡含水率の過小評価や水分親和性の低評価の原因となった可能性があると考えられる.

3.4.5 実験デザインによる水分吸脱着速度の低下

BWA のいずれの相対湿度条件下においても、樹皮片が含水平衡状態に到達するまでに長い時間を要した。また、相対湿度 93%条件の BWA において終盤に樹皮片の含水率の減少が確認され(Fig. 3-5a), その原因は実験が長期化し、飽和塩類水溶液が経時劣化したために調湿機能を維持できなかったことにあると推測された。このことより、正確な平衡含水率、水分吸脱着量の経時変化のデータを得るためには、樹皮が含水平衡に達するまでに要する時間を短縮する必要があると考える。本研究の BWA と BWD において水分の吸脱着に長い時間を要した要因として、外樹皮のコルク組織における水蒸気の透過の阻害以外にどのような要因が考えられるのかについて考察する。

高い含水率の木材における乾燥(恒率乾燥)では、乾燥時の風速が低いほど乾燥速度が減少することが報告されており、このことは木材表面における水分の蒸発に必要な熱の輸送量が風速に左右されるためであると考えられている(Terazawa 1994)。似たような現象は植物の葉の表面や樹冠の蒸散においても生じると考えられており、蒸散において葉の表面と外気間に空気の滞留が形成され、葉の表面と大気間での熱の輸送や水蒸気の交換が妨げられることで葉の表面からの水蒸気の放出量が減少する(境界層抵抗) (Lambers 1998)。境界層抵抗は葉の表面や樹冠の粗度が大きいほど大きく、風速が大きい程小さくなる (Lambers 1998)。BWA と BWD は密閉されたチャンバー内で行われたため容器内の風速は小さく、チークの外樹皮の表面は粗度が大きいため、水蒸気の交換が生じる外樹皮表面において境界層抵抗が木材より大きいと考えられる。このことより、樹皮片の外樹皮表面の境界層抵抗が BWA と BWD における水分吸脱着速度の減少に関与していた可能性が考えられる。一方で、木材の乾燥において含水率が低下すると木材内の水分が木材の表面に到達するまでに時間を要するようになるため、木材の乾燥速度に与える影響が大きく、風速による影響が不明瞭となる(Terazawa 1994)。よって BWA と BWD における外樹皮表面の境界層抵抗による水分吸脱着への影響を評価することは困難である。

また、BWA, BWD において外樹皮面以外の裁断面をエポキシ樹脂で塞ぐことでそれらの側面における水蒸気の交換を妨げた。このことより大気と樹皮間の水蒸気交換が生じる表面積が減少し、樹皮片の水分子吸脱着速度の低下に影響した可能性が考えられる。

3.4.6 チークの樹皮の水分透過性評価

現時点ではチークの樹皮片でのみ吸湿実験と脱湿実験を実施しており、他の樹種の樹皮との水分吸脱着特性パラメータの比較を行うことができないため、その水分透過性を評価することは困難である。そのため熱帯落葉樹チークの樹皮の形質形態と化学成分を他の樹種の樹皮と比較することで、チーク樹皮の水分透過性の推測を試みる。

チークの外樹皮は周皮と死亡した二次師部組織と周皮(コルク組織とコルク皮層)の交互層(リチドーム)より構成されてるが、その厚さは薄く1層の周皮におけるコルク組織は半径方向に半径方向に2~8個分の細胞の層を形成する (Baptista *et al.* 2013)。同様にリチドーム構造の外樹皮をもつトルコナラ(*Quercus Cerris* L.)はリチドームが樹皮の大部分を占め、1層の周皮は半径方向に6~12個分のコルク組織細胞の層を形成する(Sen *et al.* 2011)。このことよりチークの樹皮の外樹皮に含まれるスベリン化した細胞の数は比較的少ないと考えられる。

また樹皮全体に占めるスベリンの重量割合は1.9%であり、これは外樹皮に占めるコルク組織の割合が小さいユーカリ(スベリン含有量1%未満)より大きく、外樹皮の厚くコルク組織の割合が大きいブナ(スベリン含有量平均5.9%)と比較して小さく、このことは外樹皮に含まれるコルク組織の割合が小さいためであるとされている(Baptista *et al.* 2013)。また、外樹皮表面に肉眼で観測可能な皮目は見られないが面全体が脆く剥がれやすい構造をしており、内樹皮が露出するほどの深い裂け目も見られ(Fig. 1-1)、外樹皮を介さずとも外樹皮の裂け目より内樹皮側へ水蒸気や液相水が浸入する可能性が考えられる。このことより、チークの樹皮は比較的水分透過性が高く、外樹皮面からの吸収した水分を生理活動に利用する樹木である可能性が考えられる。

3.4.7 水分吸脱着特性パラメータの樹皮の水蒸気透過性の指標としての利用

BWA と BWD における水分吸着等温線へ H&H 理論を適用したことにより算出された水分親和性のパラメータ K_1 , K_1K_2 や、93.0%の相対湿度条件の BWA と 10.8%の相対湿度条件の BWD における含水率の経時変化のロジスティック関数回帰より算出された水分吸脱着に要する時間の指標である $\ln[c]/a$ より、水蒸気の入りを外樹皮面に限定したチークの樹皮において水分親和性が低いこと、外樹皮によって水蒸気の浸入と吸着が妨げられることが示され、このことは外樹皮のコルク組織に含まれるスベリンによる水分子の吸着の阻害や水分子透過の阻害によるものであることが示唆された。スベリンやワックスの樹皮における含有量は樹木ごとに異なる。樹皮の重量全体に占めるスベリンの割合はコルク組織の厚さに比例することが報告されており (Miranda *et al.* 2012), H&H 理論より算出される K_1 , K_1K_2 の数値は樹皮に含まれるスベリンやワックスなどの水分親和性の低い成分の含有量が多いほど低い可能性があると考えられる。また、外樹皮の周皮(表皮とコルク組織)が厚いほど水分や気体の透過性が低いことが報告されているため (Groh *et al.* 2002; Lendzian 2006), 外樹皮が厚く水蒸気の透過性が低いほど $\ln[c]/a$ の数値が低い可能性があると考えられる。

このように BWA, BWD の解析より算出される水分吸脱着特性のパラメータは外樹皮のコルク組織による水分子吸着の阻害、水蒸気透過の阻害の影響が反映されている可能性があり、水蒸気透過性の指標として利用可能であると考えられる。これらのパラメータは樹皮における外樹皮の厚さやスベリンの含有量の増加に伴う樹皮の水蒸気透過性の低下を反映する可能性がある。今後様々な樹種で吸湿・脱湿実験を行い、水分吸着等温線への H&H 理論の適用、水分吸脱着量の経時変化のロジスティック関数回帰より水分吸脱着特性のパラメータを算出し、これらのパラメータと外樹皮のコルク組織の厚さなどの形質形態、スベリンなどの含有量との関係の比較を行うことで樹皮の形質形態とパラメータの関係を解明し、樹皮の水蒸気透過性の指標としての利用の検討を続ける必要がある。

第4章 まとめ

タイ北部の熱帯落葉樹チークの立木において、樹幹の肥大生長と木部の蒸散流がともに停止していた乾季において短期的な降雨に反応した樹幹周囲長の変動が観測されたことから、外樹皮面を介した樹皮一大気間の水分交換が樹幹貯水量の変動を引き起こすことが示唆された。また外樹皮面以外からの水蒸気の出入りを塞いだチークの樹皮片を用いた吸湿実験および脱湿実験において外樹皮を介した樹皮一大気間の水蒸気の交換が確認され、樹皮片の含水率の変動が樹皮厚の変動を伴うことが示された。

チーク立木で計測された乾季降雨時の樹幹周囲長の増減幅が樹皮片実験における樹皮厚増減の樹幹周囲長への換算値と同程度であったことから、外樹皮を介した樹皮一大気間の水分交換が樹幹の貯水量の変動を引き起こしたとする現地観測結果に基づく考察が支持された。一方で、現地観測において乾季降雨時から樹幹周囲長が最大値に達するまでに要した時間はチークの樹皮片の吸湿実験において含水平衡に達するまで要した時間の5分の1未満であった。このことから、乾季降雨時の樹幹周囲長増加の要因を降雨時の大気水蒸気量増加に伴う外樹皮面からの水蒸気浸入のみで説明することは困難であり、雨水の外樹皮面からの浸入などの異なる水分浸入経路の存在が示唆された。

また、チークの樹皮の水蒸気透過性の定量的な評価指標の確立を目的とし、チークの樹皮片を用いた吸湿実験と脱湿実験の結果より導出される水分吸脱着特性のパラメータの利用を検討した。水分吸着等温線へ Hailwood-Horrobin 理論を適用することより水分親和性、内部表面積に関するパラメータを、含水率の経時変化のロジスティック関数曲線回帰により吸脱着速度の最大値や水分の吸脱着に要する時間に関するパラメータを算出した。これらのパラメータより、チークの樹皮片の外樹皮を介した水蒸気の出入りにおいて、水分吸着過程では他の木質系材料と比較して水分親和性が低く、水分吸着の進行に長時間を要すると評価された。これらの特徴には外樹皮のコルク組織の細胞壁に含まれるスベリンによる細胞壁表面への水分子吸着の阻害や、細胞壁内における水蒸気の透過の阻害が影響していると考えられる。チークの樹皮片の吸湿・脱湿実験の解析より得られた水分吸脱着特性のパラメータには外樹皮による水蒸気透過の阻害の影響が反映されている可能性が高く、樹皮の水蒸気透過性の定量的な指標として用いることが可能であると考えられる。

本研究ではチーク樹皮の外樹皮面からの液相水の浸入の実験的検証を行っていないため、今後の課題としてチークの樹皮片の外樹皮面から液相水を吸収させる実験(樹皮吸水実験)を行い、外樹皮面の液相水の透過の有無と液相水の浸入がチーク樹皮の重量と樹皮厚に与える影響を解明する。また、樹皮吸水実験の結果からチーク樹皮の液相水透過性の定量的な評価指標を導出し、樹皮の液相水透過性の評価手法を確立する必要がある。

今後、樹皮の水蒸気透過性と液相水透過性の評価手法の確立によって、樹皮の水分透過性の樹種間や生息環境間での定量比較が可能になる。さらに確立した手法を用いて熱帯モンスーン林に生育する様々な形質形態の樹皮を持つ樹種間で樹皮の水分透過性を定量比較す

ることで，熱帯樹木の水利用における樹皮の役割の解明を目指す．

引用文献

- Angyalossy V, Pace MR, Evert RF, Marcati, CR, Oskolski, AA, Terrazas T, Kotina E Lens F, Mazzoni SC, Angeles G, MacHado SR, Crivellaro, Alan Rao, Karumanchi S, Junikka L, Nikolaeva N, Baas P (2016) IAWA List of Microscopic Bark Features. *IAWA J.* 37(4):517-615.
- Borchert R (1999) Climatic periodicity, phenology, and cambium activity in tropical dry forest trees. In: *IAWA J.* 20(3):239-247.
- Brought DW, Jones HG, Grase J (1986) Diurnal changes in water content of the stems of apple trees, as influenced by irrigation. *Plant Cell Environ.* 9(1):1-7.
- Burgess SSO, Adams MA, Turner NC, Beverly CR, Ong CK, Khan AAH, Bleby TM (2001) An improved heat pulse method to measure low and reverse rates of sap flow in woody plants. *Tree Physiol.* 21(9):589-598.
- Bessho K, Nakano T (2009) Analysis of adsorption and desorption processes for heated wood. *Zair Soc Mater Sci Japan.* 58(1):53-56.
- Baptista I, Miranda I, Quilhó T, Gominho J, Pereira H (2013) Characterisation and fractioning of *Tectona grandis* bark in view of its valorisation as a biorefinery raw-material. *Ind Crops Prod.* 50:166-175.
- Daudet FA, Améglio T, Cochard H, Archilla O, Lacoïnte A (2005) Experimental analysis of the role of water and carbon in tree stem diameter variations. *J Exp Bot.* 56(409):135-144.
- Food and Agriculture Organization (2001) Global Forest Resources Assessment 2000. *FAO Forestry Paper* 140, Rome.
- Goldsmith GR (2013) Changing directions: The atmosphere-plant-soil continuum. *New Phytol.* 199:4-6.
- Groh B, Hübner C, Lenzian KJ. Water and oxygen permeance of phellem isolated from trees: The role of waxes and lenticels. (2002) *Planta.* 215(5):794-801.

- Handiso B, Valle-Delgado JJ, Johansson L-S, Hughes M (2021) The physicochemical properties of cellulose surfaces modified with (depolymerised) suberin and suberin fatty acid. *Ind Crops Prod.* 159:113070.
- Jankowska A, Drożdżek M, Sarnowski P, Horodeński J (2017) Effect of Extractives on the Equilibrium Moisture Content and Shrinkage of Selected Tropical Wood Species. *BioResources.* 12(1):597-607.
- Komiyama A, Inoue S, Ishikawa T (1987) Characteristics of the seasonal diameter growth of twenty-five species of deciduous broad-leaved trees. *J Japanese For Soc.* 69(10):379-385 (in Japanese).
- Koumoutsakos A, Avramidis S (1999) Enthalpy-entropy compensation in water sorption by various wood species. *Holz als Roh - und Werkst.* 57:379-382.
- Lambers H, Chapin FS, Pons, TL (1998) Plant Physiological Ecology. *Springer New York*, New York, NY pp540.
- Levia DF, Frost E (2003) A review and evaluation of stemflow literature in the hydrologic and biogeochemical cycles of forested and agricultural ecosystems. *J Hydrol.* 274:1-29.
- Lequin S, Chassagne D, Karbowiak T, Gougeon R, Brachais L, Bellat JP (2010) Adsorption equilibria of water vapor on cork. *J Agric Food Chem.* 58(6):3438-3445.
- Meehl GA, Arblaster JM (2003) Mechanisms for projected future changes in south Asian monsoon precipitation. *Clim Dyn.* 21(7-8):659-675.
- Mason Earles J, Sperling O, Silva LCR, McElrone AJ, Brodersen CR, North MP, Zwieniecki MA (2016) Bark water uptake promotes localized hydraulic recovery in coastal redwood crown. *Plant Cell Environ.* 39:320-328.
- Miranda I, Gominho J, Mirra I, Pereira H (2013) Fractioning and chemical characterization of barks of *Betula pendula* and *Eucalyptus globulus*. *Ind Crops Prod.* 41:299-305.
- Nakai T, Abe K, Ohtani T, Ishitobi Y (2009) Properties of Humidity-Controlling Charcoal Produced from Wood Waste. *Trans Mater Res Soc Japan.* 34(4):699-702.
- Okoh IK., Skaar C (1980) MOISTURE SORPTION ISOTHERMS OF THE WOOD AND INNER BARK OF TEN SOUTHERN U. S. HARDWOODS. *Wood Fiber.* 2:98-111.

- Papadopoulos AN, Hill CAS (2003) The sorption of water vapour by anhydride modified softwood. *Wood Sci Technol.* 37(3-4):221-231.
- Pfautsch S, Renard J, Tjoelker MG, Salih A (2015) Phloem as capacitor: Radial transfer of water into xylem of tree stems occurs via symplastic transport in ray parenchyma. *Plant Physiol.* 167(3):963-971.
- Rosell JA, Gleason S, Mendez-Alonzo R, Chang Y, Westoby M (2014) bark functional ecology: evidence for tradeoffs, functional coordination, and environment producing bark diversity. *New Phytol.* 201:486-497.
- Rosell JA (2016) Bark thickness across the angiosperms: more than just fire. *New Phytol.* 211:90-102.
- Schönherr J, Schmidt HW (1979) Water permeability of plant cuticles. *Planta.* 144:391-400.
- Schönherr J, Ziegler H (1980) Water permeability of *Betula* periderm. *Planta.* 147:345-354.
- Sen A, Quilho T, Pereira H (2011) Bark anatomy of *Quercus cerris* L. var. *cerris* from Turkey. *Turk J Bot.* 35:45-55.
- Skaar C (1972). *Water in Woods.* Syracuse University Press, Syracuse, New York pp218.
- Steppe K, De Pauw DJW, Lemeur R, Vanrolleghem PA (2006) A mathematical model linking tree sap flow dynamics to daily stem diameter fluctuations and radial stem growth. *Tree Physiol.* 26(3):257-273.
- Steppe K, Sterck F, Deslauriers A (2015) Diel growth dynamics in tree stems: Linking anatomy and ecophysiology. *Trends Plant Sci.* 20(6):335-343.
- Tanaka K, Tanaka N, Matsuo N, Tantasirin C, Suzuki M (2017) Impacts of irrigation on the deciduous period of teak (*Tectona grandis*) in a monsoonal climate. *Can J For Res.* 47:1193-1201.
- Terazawa, S (1994). *Philosophy of lumber drying.* Kaiseisha Press, Japan pp737.
- Thommes M, Kaneko K, Neimark AV, Olivier, JP, Rodriguez-Reinoso F, Rouquerol J, Sing K (2015) Physisorption of gases, with special reference to the evaluation of surface area and pore size distribution (IUPAC Technical Report). *Pure Appl Chem.* 87(9-10):1051-1069.

- Vishwanath SJ, Delude C, Domergue F, Rowland O (2015) Suberin: biosynthesis, regulation, and polymer assembly of a protective extracellular barrier. *Plant Cell Rep.* 34(4):573-586.
- Yoshifuji N, Igarashi Y, Tanaka N, Tanaka K, Sato T, Tantasirin C, Suzuki M (2014) Inter-annual variation in the response of leaf-out onset to soil moisture increase in a teak plantation in northern Thailand. *Int J Biometeorol.* 58:2025-2029.
- Yoshifuji N, Komatsu H, Kumagai T, Tanaka N, Tantasirin C, Suzuki M (2011) Interannual variation in transpiration onset and its predictive indicator for a tropical deciduous forest in northern Thailand based on 8-year sap-flow records. *Ecohydrology.* 4:225-235.
- Yoshifuji N, Kumagai T, Tanaka K, Tanaka N, Komatsu H, Suzuki M, Tantasirin C (2006) Inter-annual variation in growing season length of a tropical seasonal forest in northern Thailand. *For Ecol Manage.* 229:333-339.
- Zweifel R, Häsler R (2000). Frost-induced reversible shrinkage of bark of mature sub alpine conifers. *Agric For Meteorol.* 102(4):213-222.
- Zweifel R, Zimmermann L, Newbery DM (2005) Modeling tree water deficit from microclimate: an approach to quantifying drought stress. *Tree Physiol.* 25(2):147-156.
- Zweifel R (1999) The rhythm of trees water storage dynamics in subalpine Norway spruce. PhD thesis no. 13391. *Swiss-Federal Institute of Technology (ETH), Zürich.*
- Zweifel R, Haeni M, Buchmann N, Eugster W (2016) Are trees able to grow in periods of stem shrinkage? *New Phytol.* 211(3):839-849.
- Zweifel R, Item H, Häsler R (2000) Stem radius changes and their relation to stored water in stems of young Norway spruce trees. *Trees - Struct Funct.* 15(1):50-57.
- Zweifel R, Steppe K, Sterck FJ (2007) Stomatal regulation by microclimate and tree water relations: Interpreting ecophysiological field data with a hydraulic plant model. *J Exp Bot.* 58(8):2113-2131.
- 落合拓郎, 松尾奈緒子, 田中延亮, チャチャイ・タンタシリン, 田中克典 (2017) 散水実験によるタイ北部のチーク林の落葉時期の決定要因の解明. *中森研.* 65:47-50.
- 横田徳郎, 後藤君子 (1963) 木材の吸湿・脱湿に関する研究. *林業試験場研究報告.* 158:45-70.

謝辞

自身は本研究とこれまでの大学生活において大勢の方々のご指導，ご助力をいただきました。なにより松尾奈緒子先生には要領の悪い自身に大変根気よく指導していただき，また大学生活の様々な面でお世話していただき，深く感謝申し上げます。自身が研究に対するモチベーションを保てず落ち込んでいた際にも，研究内容について相談しに行くと大変明るく研究の話をされる姿に力をいただき，奮起することができました。困難も多々ありましたが最後まで楽しく研究を続けることができました。

緑環境計画学研究室の教授である松村直人先生には事あるごとに自身のことを気にかけていただき，大変心強く感じておりました。研究室での生活において様々な面でサポートしていただき，深く感謝申し上げます。

三重大学木質資源工学研究室の中井毅尚教授には自身の実験について大変多大なご助力をいただき，また，異なる分野の視点から自身の研究内容について様々な意見をいただきました。所属研究室が異なる自身に対して，時間を割いて大変丁寧な研究指導をしていただいたことに深く感謝申し上げます。

森林総合研究所の研究者であり三重大学との連携大学院教授としてご指導をいただいた安部久様には実験の試行のため森林総研にお伺いした時をはじめ，様々な面で大変お世話になりました。深く感謝申し上げます。

自身の研究において大変重要なデータを提供していただいた森林総合研究所の吉藤様，東京大学の田中延亮様，GRIDの田中克典様に深く感謝申し上げます。特に吉藤様には自身の研究に対して率直な意見をいただき，自身の研究内容を客観的に振り返る大変重要な機会を提供していただきました。また，田中延亮様，田中克典様からは大変温かい声援をいただきました。深く感謝申し上げます。

昨年度退任された三重大学生物資源学研究科の亀岡孝治教授には自身の実験結果と今後の実験内容について相談に伺った際，大変熱心なご指導を賜りました。事情により最後に満足に御礼を述べることができず申し訳ございませんでした。亀岡先生のご助力に深く感謝申し上げます。

自身の友人であり同じ研究室の唯一の同僚であった吉井達樹くんとは普段の生活や研究や研究のことなど，本当に様々なことを話しあいました。また常に目標が高くストイックに研究を続ける姿にとっても影響を受けました。これまで本当にありがとう。今後の台湾の大学での研究活動が成功することを心より祈願いたします。

緑環境計画学研究室の学部生の皆さま，事情により直接顔を合わせて話し合う機会こそ少なかったですが，研究室のゼミを通じ勉強や研究を頑張る姿に元気をいただきました。感謝いたします。

この場をお借りしまして，改めて皆様に深く感謝申し上げます。