

令和 2 年 6 月 12 日現在

機関番号：14501

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2016～2018

課題番号：16H04936

研究課題名(和文) 木部柔細胞類は樹木の水分通導の維持と防御システムにどのように関わっているのか

研究課題名(英文) Role of xylem parenchyma cells in water conduction and defense mechanism of trees

研究代表者

黒田 慶子 (Kuroda, Keiko)

神戸大学・農学研究科・教授

研究者番号：20353675

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 12,700,000円

研究成果の概要(和文)：水ストレス下で一時的に排水した枝に水が補給されると、クスノキでは放射および軸方向柔細胞、フジでは小径道管と軸方向柔細胞が道管の通水回復に関わり、乾燥耐性の発揮に寄与することが判明した。また、柔細胞と通水組織の間には連続した物質移動があることを、セシウムを用いて明らかにした。クスノキ老齢木の道管直径は樹幹基部で大きく、高所では減少した。樹体全体への水分供給のために、基部では太い道管で通水効率を高め、高所では晩材幅を広くし、小径道管を増やして幹の強度を高めている。スギの葉の水分保持量は下部よりも梢端で多かった。携帯型近赤外分光装置を用いて、葉肉構造の違いによる色素濃度の差異の定量を可能にした。

研究成果の学術的意義や社会的意義

樹木の乾燥耐性や木部内の物質移動に関する細胞学的データや、老齢木の通水・保水に関わる生理学的データなど、学術的に重要な基礎的知見を得た。それらの知見をもとにして、森林や緑化木の維持にあたって必要な対策をとることができる。都市的環境下において、近年は気温上昇や乾燥による樹木の衰弱が起こりやすく、また、老齢樹の維持管理が求められるており、その現場に役立てることができる。

研究成果の概要(英文)：Water-stressed and temporally embolized xylem recovered water conduction by the water supply via parenchyma cells in *Cinnamomum camphora*, or via narrow vessels in a liana species, *Wisteria japonica*. The rehydration system will contribute the drought resistance of these species. The transfer of substances between parenchyma and water conduits was demonstrated by the injection of living tissue with cesium solution.

Averaged vessel diameter near the base of aged *C. camphora* was larger than that at the top of trees. Large vessels efficiently transport water to a whole tree. On the other hand, at the upper part, the wider latewood with narrow vessels will physically strengthen the stem. Water content of leaves of *Cryptomeria japonica* was higher in the upper shoots. Near-infrared spectroscopy with a mobile apparatus enabled the measurement of pigment concentration ascribable to the differences in mesophyll structure.

研究分野：樹木生理学

キーワード：水分通導 エンボリズム 木部細胞 通水回復 柔細胞 二次代謝 乾燥耐性 物質移動

様式 C-19、F-19-1、Z-19（共通）

1. 研究開始当初の背景

樹木生理学・病理学分野では、水ストレス耐性の仕組みと、二次代謝と防御システムに関して以下の重要な課題がある。樹幹外部からの樹液流速などの計測に基づいた仮説が提示されているが、国内外ともに細胞レベルの研究は進んでいなかった。

- 1) 水ストレス耐性：土壌水分の減少によって樹幹の通導組織から水が失われるが、夜間や降雨で水ストレスが緩和されると再度注水されて水流が回復する（Kuroda Keiko 2008, 2012 など）。水ストレス耐性の研究は活発であるが、個体や枝単位の測定が多く、乾燥耐性の高い植物の研究例でも通水性の測定に留まっている。本研究のような機能発揮の場を絞り込む研究は進んでいなかった。
- 2) 二次代謝と防御システム：病気感染に対する耐性（防御）の機能としては、樹木細胞の二次代謝活性化による毒性成分の生成が重要である。防御反応による木部組織の褐変（傷害心材化）は周知の事実である（Hillis 1987）が、変色や心材化で水分通導が停止するメカニズムについては未解明であり、学術誌への投稿では基本事項が未解明と判定されるため、検証を急ぐ必要がある。病理学分野における防御反応と通導停止の研究は日本が主導的で（Kuroda Keiko et al. 1989, 1991, Kajii et al. 2012）、国外では生理学的観点による樹木病害の研究は極めて少ない。

2. 研究の目的

永年性植物である樹木にとって、乾燥や気温変動などの環境変化や微生物感染に対する耐性（容易に枯れないという特性）は、生存戦略として極めて重要である。樹幹や葉に高密度で分布する「柔細胞」（生細胞）がこの機能を担うと考えられ、二次代謝物質の生産・防御だけでなく、水分通導のサポート（ポンプ）機能を担う可能性も示唆されているが、この細胞の機能には未解明の部分が多い（Ishii et al. 2014, Kuroda Keiko 2012, Kuroda Katsushi 2009 など）。本研究では、柔細胞類の機能を、細胞学・生理学的観点から解明することを目的とする。微生物感染や地球温暖化、雨量減少等への耐性に関わる細胞の機能を把握することにより、基礎科学だけでなく森林の管理技術の発展に貢献できる。

3. 研究の方法

1) 水ストレス時の細胞内現象と樹液流回復への関与

a) 木部の水流回復時の柔細胞の挙動

採取試料への水分供給を絶って水ストレスをかけ、道管とその周囲の細胞の水分分布を観察した。その後に色素液（酸性フクシン水溶液）を枝の下端から吸わせて、再注水の進行を肉眼で追跡するとともに、光学顕微鏡下で柔細胞の状態を把握した。試料はつる性樹木で大径道管を持つサルナシ（*Actinidia arguta*）とフジ（*Wisteria japonica*）、乾燥耐性の高い高木種のクスノキ（*Cinnamomum camphora*）を使用した。

b) 樹木の高所における通導の持続性検出

高木の樹冠にアクセスし、梢端から下方へ様々な高さから試料を採取した。切片を用いて、光学顕微鏡で細胞のサイズや配置の変異を観察し、水分通導の維持がなぜ高所で可能であるのか検討した。葉の貯水特性については、携帯型近赤外分光装置を用いて水分・糖類の非破壊測定を行った。実験材料には、高齢樹で樹高 50m を超えるスギ（*Cryptomeria japonica*）とアカマツ（*P. densiflora*）、クスノキの老木を用いた。

2) 木部柔細胞の二次代謝活性変化と通導阻害の関係

a) 柔細胞の代謝変化および加齢、傷害・感染による心材形成

柔細胞類の反応と代謝の変化について把握するために、1~2生の広葉樹苗を用いて主幹部に木部に達する傷を与えるか、病原菌の接種を行った。試料を定期的に採取して、放射柔細胞および軸方向柔細胞内容物の変化を、肉眼と光学顕微鏡で検出した。コントロールとして健全な苗の正常細胞と比較した。供試木は株枯病菌 (*Ceratocystis ficicola*) を接種したイチジク (*Ficus carica*) および萎凋病菌 (*Fusarium* 属菌) を接種したデイゴ (*Erythrina variegata*) を用いた。

b) 二次代謝物質の分泌の水分通導への影響

スギ成木内における水とミネラル類の移動経路について、柔細胞類およびその周囲にある通導要素(仮道管, 道管)の範囲に注目して観察した。光学顕微鏡とCryo-SEM/EDXによる観察の他、SPring8の放射光X線分析を用いた可視化に取り組んだ。柔細胞を液体窒素により強制的に死亡させ、その後の水分通導の停止との関係を明らかにした。

3) 総合的検証と応用への発展

樹木の水分通導を継続させる細胞生理学的な仕組みについて、道管サイズの変動や、柔細胞類の関与を中心に明らかにした。また、柔細胞類の役割に関する知見をまとめるとともに、新たに開発した計測手法によって発展が期待できる研究の方向性を示した。

4. 研究成果

1) 水ストレス時の細胞内現象と樹液流回復への関与

a) 木部の水流回復時の柔細胞の挙動

つる性木本植物のフジとサルナシの木部では、大径の道管が横断面の大部分を占めており(図1)、長さ数十mの蔓の先端まで大量の水を輸送するのに有利である。しかしその反面、水分供給が減少すると大径道管はエンボリズムにより排水しやすく、毛管現象による水の再流入は小径道管より困難で、枯死のリスクが高いと推測できる。供試したフジは、乾燥処理により大径道管は排水したが、その後の色素液吸入により木部の染色が観察された。顕微鏡下では、染色された部位に多数の軸方向柔細胞と小径道管が層階状に配列していることが判明した。柔細胞群による保水と小径道管群による通水によって、排水した大径道管への水の移動があることを発見した。この構造的特性により、フジは公園などの乾燥した場所で生育可能であると推定した。

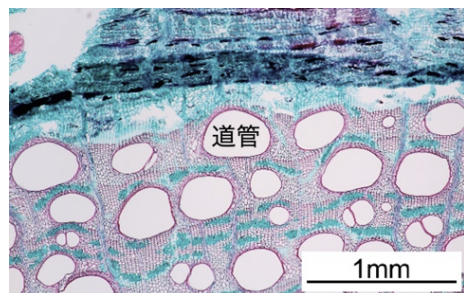


図1 フジの横断面
サフラニン・ファストグリーン染色

一方サルナシでは、乾燥処理後の色素吸入による染色部位はわずかであった。顕微鏡下では少数の仮道管が染色される程度で、大径道管への再注水は活発でなかった。サルナシには、小径道管や軸方向柔細胞がほとんど分布しないため、乾燥時には通導機能を失い易いことが判明した。本種の生息分布が水辺に限定的であるのは、大径道管の排水による枯死リスクを低減するためと推測された。

一方サルナシでは、乾燥処理後の色素吸入による染色部位はわずかであった。顕微鏡下では少数の仮道管が染色される程度で、大径道管への再注水は活発でなかった。サルナシには、小径道管や軸方向柔細胞がほとんど分布しないため、乾燥時には通導機能を失い易いことが判明した。本種の生息分布が水辺に限定的であるのは、大径道管の排水による枯死リスクを低減するためと推測された。

クスノキの切り枝に乾燥処理を施してから色素液を吸入させると、木部の広範囲で染色が確認された。軸方向柔細胞および放射柔細胞(図2)に加えて、隣接する道管の壁孔と細胞壁が染色された。クスノキ木部には道管を取り囲む周囲柔組織があり、保水した細胞が排水した道管の乾燥を防ぐ役割を果たしていると推測された。一方、24時間以上の乾燥処理後では柔

細胞類の原形質分離発生し、色素液はほとんど吸入されなかった。これらの結果から、道管排水後の通水回復には柔細胞類が関わっていると推測された。水分生理特性の異なる他樹種を用いて、同様の実験を行うことによって、様々な樹種における通水回復機構の解明が可能となるだろう。

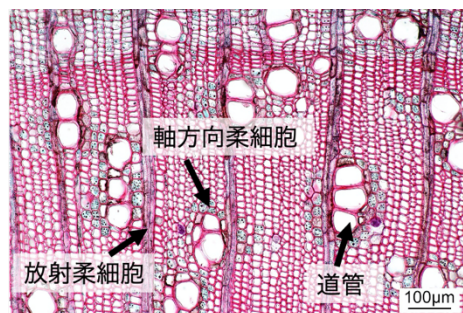


図2 クスノキ木部の横断面
サフラニン・ファストグリーン染色

b) 樹木の高所における通導の持続性と柔細胞の役割

i) 樹幹組織の通導特性

鹿児島県の屋久島では、樹高が同一で樹齢1000年以上のヤクスギおよび同所に生育する更新スギを対象とした(2017年度)。兵庫県西宮市の西宮神社では樹高が約25mで樹齢が約50年および100~150年のクスノキ個体、神奈川県立真鶴半島自然公園では樹高約35mで樹齢が約300年のクスノキ個体を対象とした(2018年度)。

スギの幹の仮道管直径は基部から梢端方向に減少し、高さに伴う直径の減少率は樹齢間で差がなかった。クスノキ老木(樹齢100年以上、樹高25m)の道管直径は樹幹上部では下部よりも小さく、分布密度が高かった。上部には大径道管がほとんど存在せず、単位面積当たりの水分通導度が低かったことから、垂直変異であることが分かった。樹幹基部の道管は樹体全体への水分供給を担うことから、太い道管を作ることで通水効率が高くなる一方で、樹高が高くなると晩材幅が広くなり、小径道管が増えることで、物理的な支持機能が高まると考えられる。

スギ仮道管の増大率は、クスノキ道管の高さに伴う増大率と同程度であった。すなわち、幹の基部から高所にかけての通導機能を規定する通水細胞(仮道管や道管)の形態形成は静水圧の増大などの物理的要因をシグナルとしており、樹齢を重ねても水切れに対する安全性を担保しながら高所への水分通導が持続的に維持されることが示唆された。

ii) 高所の葉の組織の通導特性

樹木の高所における通導の持続性に関わる生理機能の一つとして葉の貯水性が関わると考えられる。①スギ高木の梢端と最下枝の葉は湿度変化にともない、いずれも同様の水分子の吸着挙動を示したが、水分保持量は梢端が多かった。多糖類の架橋構造には水素結合の短い水分子が保持される一方、多糖類の極性官能基の近くにある疎水基が水分子と相互作用することにより自由水が保持される可能性が考えられた。②携帯型近赤外分光装置(2018年6月完成の超小型可視近赤外分光測定器 MIRAGE cross : 図3)を用いたスペクトル測定により、葉肉構造の違いによる色素濃度の差異が検出可能であること、紅葉にともなう色素の分解・生成速度の定量評価が可能であること、果実などでは水や糖の検出可能であることが明らかとなった。



図3 MIRAGE cross

2) 木部柔細胞の二次代謝活性変化と通導障害の関係

a) 柔細胞の代謝変化および加齢、傷害・感染による心材形成

イチジク株枯病菌を接種したイチジク苗の木部においては、付傷後1週間程度以降に、放射柔細胞の内容物に黄色の着色が認められ始め、防御反応による二次代謝の活性化が検出された。軸方向柔細胞については、顕著な変化が認めにくかった。マメ科樹木のデイゴに対して

病原性を示す *Fusarium* 属菌の接種実験においては、軸方向柔細胞の内容物に黄色の着色が認められ、防御反応による二次代謝の活性化が検出された。イチジクの放射柔細胞と同様の時間経過で変化が進んだ。いずれの樹種でも、柔細胞類で生成した成分が隣接する道管内腔に漏出した範囲で水分通導が停止し、道管と木部繊維などの細胞壁は漏出物質によって褐色に着色した。漏出した物質の疎水性や混入による木部樹液の表面張力低下によって、道管の排水が促進された可能性がある。放射および軸方向柔細胞で産生物質が異なるのか、化学的検証が必要である。

b) 二次代謝物質の分泌の水分通導への影響

樹木内での木部柔細胞（図4）の役割を解明する工夫として、生きている樹木（立木）の幹を凍結固定してから採取し、凍結を維持したまま解析する手法を採用している。スギ立木の幹にトレーサーとしてセシウム溶液を注入させて凍結固定し、注入セシウムの移動の様子をクライオ SEM/EDX で解析した。辺材外側にセシウム溶液を5日程度注入すると、セシウムが辺材内側へ移動すること、また柔細胞

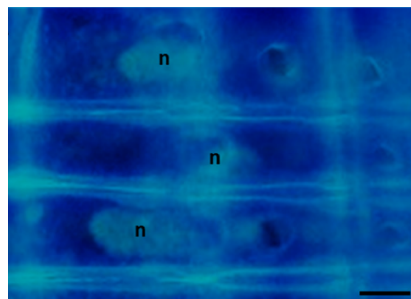


図4 スギ放射柔細胞の形態
DAPI 染色後の蛍光顕微鏡観察
n：核

胞内腔および細胞壁では仮道管細胞壁に比べてより内側で検出されることを明らかにした。一方、液体窒素を用いた凍結融解により柔細胞を凍結死させた立木の幹にセシウム溶液を注入した場合は、セシウムは柔細胞内腔および細胞壁と仮道管細胞壁でほぼ同じ部位で検出され、その移動距離は通常の幹の場合と比べて短いことを明らかにした。生きた柔細胞が存在する幹において拡散のみで移動可能な凍結融解処理の幹よりも大きく移動するためには、セシウムは生きた柔細胞内を能動的に速く移動した後に仮道管へ滲出する必要がある。以上の結果は、柔細胞と仮道管の間の連続した物質移動の存在を示しており、水分通導組織である仮道管の水分布に柔細胞機能が影響する可能性を示唆している。また、大型放射光施設 SPring-8 におけるシンクロトン蛍光 X 線分析を用いた手法を検討した。凍結薄切片の解析ではクライオ SEM/EDX よりも高感度で元素マッピング像が得られることを明らかにし、通導組織と柔細胞間の物質移動の解析のあらたな手法として有効であることを示した。

3) まとめ：総合的検証と応用への発展

細胞学的な観察と計測により、樹体の外側から計測してきたデータに、多くの知見を加えることができた。大径道管は通水が停止しやすいが、乾燥耐性のあるフジの場合は、多くの小径道管が排水後の道管への水分供給に寄与することや、クスノキでは、道管を取り巻く柔細胞が保水により道管の乾燥を防いで、再通水を容易にすることが判明した。スギ葉の貯水性には水分子と多糖類の化学構造の相互作用が関わることが示唆された。老木木の基部と梢端部では道管直径が大から小へと変化し、大量の水輸送が可能な形態となっていた。水以外のミネラル類を含む物質移動に関しては、水と同様に生きている柔細胞が関わることが判明した。これらの知見は、光学顕微鏡による基本的観察に加えて、顕微赤外分光法による葉の組織の計測や、立木凍結固定伐採法とクライオ SEM/EDX を組み合わせる手法の開発等によって得られたものである。本研究で用いた様々な手法を発展させて用いることにより、今後さらに研究が進むと予想する。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計20件（うち査読付論文 19件 / うち国際共著 2件 / うちオープンアクセス 3件）

1. 著者名 Namba Yuki、Inoue Sumihiro、Fujita Masashi、Noguchi Yuiko、Hara Chinatsu、Ishii Hiroaki	4. 巻 43
2. 論文標題 Acclimation potential of three evergreen tree species to wind-induced water stress in an urban green-roof environment	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Urban Forestry & Urban Greening	6. 最初と最後の頁 126386 ~ 126386
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.ufug.2019.126386	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -
1. 著者名 Azuma Wakana、Ishii H. Roaki、Masaki Takashi	4. 巻 189
2. 論文標題 Height-related variations of leaf traits reflect strategies for maintaining photosynthetic and hydraulic homeostasis in mature and old <i>Pinus densiflora</i> trees	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Oecologia	6. 最初と最後の頁 317 ~ 328
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s00442-018-4325-x	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -
1. 著者名 Ishii H. Roaki、Horikawa Shin-ichiro、Noguchi Yuiko、Azuma Wakana	4. 巻 429
2. 論文標題 Variation of intra-crown leaf plasticity of <i>Fagus crenata</i> across its geographical range in Japan	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Forest Ecology and Management	6. 最初と最後の頁 437 ~ 448
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.foreco.2018.07.016	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -
1. 著者名 Sasaki Takeshi、Ishii Hiroaki、Morimoto Yukihiro	4. 巻 32
2. 論文標題 Evaluating restoration success of a 40-year-old urban forest in reference to mature natural forest	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Urban Forestry & Urban Greening	6. 最初と最後の頁 123 ~ 132
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.ufug.2018.04.008	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Ishii H. Roaki, Minamino Takuya, Azuma Wakana, Hotta Kana, Nakanishi Akira	4. 巻 409
2. 論文標題 Large, retained trees of <i>Cryptomeria japonica</i> functioned as refugia for canopy woody plants after logging 350?years ago in Yakushima, Japan	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Forest Ecology and Management	6. 最初と最後の頁 457 ~ 467
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.foreco.2017.11.034	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Yamane Kenichi, Nakaba Satoshi, Yamaguchi Masahiro, Kuroda Katsushi, Sano Yuzou, Lenggoro I. Wuled, Izuta Takeshi, Funada Ryo	4. 巻 10
2. 論文標題 Visualization and Localization of Submicron-Sized Ammonium Sulfate Particles on Needles of Japanese Larch (<i>Larix kaempferi</i>) and Japanese Cedar (<i>Cryptomeria japonica</i>) and Leaves of Japanese Beech (<i>Fagus crenata</i>) and Japanese Chinquapin (<i>Castanopsis sieboldii</i>) after Artificial Exposure	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Forests	6. 最初と最後の頁 1151 ~ 1151
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3390/f10121151	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている(また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Yazaki Kenichi, Ogasa Mayumi Y., Kuroda Katsushi, Utsumi Yasuhiro, Kitin Peter, Sano Yuzou	4. 巻 148
2. 論文標題 Xylem Water Distribution in Woody Plants Visualized with a Cryo-scanning Electron Microscope	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Journal of Visualized Experiments	6. 最初と最後の頁 e59154
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3791/59154	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

1. 著者名 Nakada Ryogo, Okada Naoki, Nakai Takahisa, Kuroda Katsushi, Nagai Satoshi	4. 巻 53
2. 論文標題 Water potential gradient between sapwood and heartwood as a driving force in water accumulation in wetwood in conifers	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Wood Science and Technology	6. 最初と最後の頁 407 ~ 424
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s00226-019-01081-4	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 黒田克史	4. 巻 74
2. 論文標題 立木の幹内部の水・元素分布を細胞レベルで解析する 立木凍結固定伐採法とクライオSEM/EDX法	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 木材工業	6. 最初と最後の頁 76-80
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Kuroda Katsushi、Yamane Kenichi、Itoh Yuko	4. 巻 32
2. 論文標題 Cellular level in planta analysis of radial movement of artificially injected caesium in <i>Cryptomeria japonica</i> xylem	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Trees	6. 最初と最後の頁 1505 ~ 1517
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s00468-018-1729-5	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 黒田 慶子	4. 巻 11(3)
2. 論文標題 樹木はなぜ長寿で巨大になれるのか：生存戦略を支える細胞たち (特集 樹木の科学：木の形はどのように決まるのか)	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Mitsil : 自然と科学の情報誌(国立科学博物館) ISSN1882-5745	6. 最初と最後の頁 11-13
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 無
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Azuma W, Nakashima S, Yamakita E, Ishii HR, Kuroda Keiko	4. 巻 37
2. 論文標題 Water retained in tall <i>Cryptomeria japonica</i> leaves as studied by infrared micro-spectroscopy	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Tree Physiology	6. 最初と最後の頁 1367-1378
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/treephys/tpx085	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている(また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Shiraki A, Azuma W, Kuroda Keiko, Ishii HR	4. 巻 37
2. 論文標題 Physiological and morphological acclimation to height in cupressoid leaves of 100-year-old <i>Chamaecyparis obtusa</i>	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Tree Physiology	6. 最初と最後の頁 1327-1336
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/treephys/tpw096	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Ishii HR, Sillett SC, Carroll AL	4. 巻 384
2. 論文標題 Crown dynamics and wood production of Douglas-fir trees in an old-growth forest	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Forest Ecology and Management	6. 最初と最後の頁 157-168
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) DOI:10.1016/j.foreco.2016.10.047	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

1. 著者名 Shiraki, A., Azuma, W., Kuroda, K., Ishii, H.R.	4. 巻 -
2. 論文標題 Physiological and morphological acclimation to height in cupressoid leaves of 100-year-old <i>Chamaecyparis obtusa</i>	5. 発行年 2016年
3. 雑誌名 Tree Physiology	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/treephys/tpw096	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 森田剛成, 軸丸祥大, 黒田慶子	4. 巻 82
2. 論文標題 株枯病菌を接種したイチジク苗木における病徴の進展過程 (1)木部の通水阻害と萎凋症状の関係	5. 発行年 2016年
3. 雑誌名 植物病理学会報	6. 最初と最後の頁 301-309
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 隅田臯月, 梶井千永, 森田剛成, 黒田慶子	4. 巻 82
2. 論文標題 株枯病菌を接種したイチジク苗木における病徴の進展過程 (2) 宿主細胞の防御反応と内部病徴に関する解剖学的検討	5. 発行年 2016年
3. 雑誌名 植物病理学会報	6. 最初と最後の頁 310-317
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 隅田臯月, 森田剛成, 黒田慶子	4. 巻 20
2. 論文標題 イチジク株枯病菌Ceratomyces ficicola の土壌から宿主への侵入経路の解明	5. 発行年 2016年
3. 雑誌名 樹木医学研究	6. 最初と最後の頁 30-31
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Kuroda Katsushi, Yamane Kenichi, Itoh Yuko	4. 巻 11
2. 論文標題 Radial Movement of Minerals in the Trunks of Standing Japanese Cedar (Cryptomeria Japonica D. Don) Trees in Summer by Tracer Analysis	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Forests	6. 最初と最後の頁 562 ~ 562
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) doi.org/10.3390/f11050562	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 山田佳乃, 東 若菜, 石井弘明, 黒田慶子	4. 巻 24
2. 論文標題 広葉樹の乾燥耐性についての組織学的検討	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 樹木医学研究	6. 最初と最後の頁 110-111
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

〔学会発表〕 計38件（うち招待講演 3件 / うち国際学会 9件）

1. 発表者名 石井弘明
2. 発表標題 日本各地のブナ集団における葉の形態的可塑性の地理的変異
3. 学会等名 第131回日本森林学会大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 原千夏, 井上純大, 石井弘明
2. 発表標題 高温環境に対する緑化樹木の順化と耐性
3. 学会等名 第67回日本生態学会大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 原千夏, 野口結子, 岡部桃子, 柏木圭太, 石井弘明
2. 発表標題 都市林におけるトウネズミモチと在来種の分布パターン
3. 学会等名 第24回樹木医学会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 原千夏, 野口結子, 柏木圭太, 岡部桃子, 石井弘明
2. 発表標題 都市林におけるトウネズミモチの分布拡大が在来植生に与える影響
3. 学会等名 第50回日本緑化工学会大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 原千夏, 石井弘明
2. 発表標題 都市林における外来種トウネズミモチと在来種の競合の可能性
3. 学会等名 第130回日本森林学会大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 原千夏, 石井弘明
2. 発表標題 都市林における常緑広葉樹の葉の光合成形質の可塑性
3. 学会等名 第66回日本生態学会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 野口結子, 石井弘明
2. 発表標題 クスノキ老木大木の通水構造(2)老木と成木の通水構造の比較
3. 学会等名 第66回日本生態学会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 石井弘明
2. 発表標題 Structure and function of forest canopies: from world-record trees to plantations
3. 学会等名 第66回日本生態学会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 東若菜, 石井弘明, 正木隆
2. 発表標題 Height-related variations of leaf traits reflect strategies for maintaining photosynthetic and hydraulic homeostasis in tall <i>Pinus densiflora</i> trees
3. 学会等名 第66回日本生態学会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 原千夏, 石井弘明
2. 発表標題 都市緑化におけるトウネズミモチとネズミモチの競合の可能性
3. 学会等名 第23回樹木医学会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 原 千夏, 難波 結希, 中垣 昌哉, 山田 佳乃, 石井 弘明
2. 発表標題 侵入性外来樹木トウネズミモチの生理特性に関する研究
3. 学会等名 第49回日本緑化工学会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 難波 結希, 井上 純大, 中垣 昌哉, 山田 佳乃, 石井 弘明
2. 発表標題 屋上緑化現場での強風に対する生理・形態的応答樹種間比較
3. 学会等名 第49回日本緑化工学会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Ishii H, Minamino T, Azuma W, Hotta K, Namba Y, Noguchi Y
2. 発表標題 Large Cryptomeria trees retained after intensive logging functioned as refugia for canopy woody plants in Yakushima
3. 学会等名 8th International Congress of the East Asian Federation of Ecological Societies (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Noguchi Y, Horikawa S-H, Hara C, Ishii H, Kuroda K
2. 発表標題 Height-related changes in hydraulic structure of old Cinnamomum camphora: trade-off between hydraulic conductivity and safety
3. 学会等名 8th International Congress of the East Asian Federation of Ecological Societies (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Azuma W, Nakanishi A, Komada N, Iwaoka C, Ogawa Y, Nishida K, Noguchi Y, Kanzaki M, Ishii H
2. 発表標題 Canopy vascular plant community and arboreal soil characteristics on a large, long-lived <i>Cercidiphyllum japonicum</i> tree in a temperate forest
3. 学会等名 8th International Congress of the East Asian Federation of Ecological Societies (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 東若菜
2. 発表標題 高木の樹高成長における水分生理学的適応
3. 学会等名 _本地球惑星科学連合2019年_会 (招待講演)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Azuma W, Kosugi Y, Tsuruta K
2. 発表標題 Time lags between crown and basal sap flows in tropical broadleaf and temperate conifer trees
3. 学会等名 XI International workshop on Sap flow (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Kuroda K, Myoukai N, Azuma W
2. 発表標題 Functional strategy of lianas Wisteria and Actinidia spp. against drought stress: The role of axial parenchyma and narrow vessels
3. 学会等名 XI International workshop on Sap flow (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Yamada K, Azuma W, Ishii H, Kuroda K
2. 発表標題 Functional strategy of Cinnamomum camphora to recover embolism and survive the drought condition
3. 学会等名 XI International workshop on Sap flow (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 黒田克史、山根健一、伊藤優子
2. 発表標題 ククライオSEM/EDXによるスギ辺材に注入したセシウムの樹幹外側から内側への放射方向の移動解析
3. 学会等名 第70回日本木材学会大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 黒田克史、山根健一
2. 発表標題 スギ樹幹辺材のミネラル放射方向移動における木部柔細胞の寄与
3. 学会等名 第69回日本木材学会大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 黒田慶子
2. 発表標題 樹木の通水組織の濡れ性と水の移動現象
3. 学会等名 2018年度界面動電現象研究会 水・高分子界面の移動現象から俯瞰する生物資源と環境のコロイド工学（東京）（招待講演）
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 山田 佳乃, 原 千夏, 野口 結子, 石井 弘明, 黒田 慶子
2. 発表標題 クスノキの乾燥耐性と水分通導回復に関する機能解剖学的研究
3. 学会等名 第130回日本森林学会大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 山田 佳乃, 原 千夏, 野口 結子, 石井 弘明, 黒田 慶子
2. 発表標題 クスノキの排水した道管への再注水に対する柔細胞類の寄与
3. 学会等名 第69回木材学会大会, 函館
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 山田佳乃, 石井弘明, 黒田慶子
2. 発表標題 クスノキの乾燥耐性に寄与する木部細胞
3. 学会等名 第50回日本緑化工学会大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 黒田慶子
2. 発表標題 樹木の水分通導はどのように維持されているのか～定説の矛盾点から考える～
3. 学会等名 第408回生存圏シンポジウム：森林資源の有効利用を目指す多角的研究の現状（名古屋市国際展示場）（招待講演）
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Noguchi Y, Ishii H, Kuroda Keiko
2. 発表標題 Anatomy and hypothetical experiments to demonstrate the role of parenchyma and tracheids to keep water conduction in <i>Cinnamomum camphora</i> (L.) J. Presl.
3. 学会等名 9th Pacific Regional Wood Anatomy Conference. Bali, Indonesia, 2017. 9 (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Myokai N, Kuroda Keiko
2. 発表標題 Ecological and Functional Strategy of Lianas Judging from Distribution of Parenchyma and Tracheids in <i>Wisteria</i> and <i>Actinidia</i> Spp.
3. 学会等名 9th Pacific Regional Wood Anatomy Conference. Bali, Indonesia, 2017. 9 (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Nabeshima E, Kudo K, Azuma W, Ishii H, Funada R.
2. 発表標題 Seasonal changes of leaf photosynthetic rate, stored starch and vessel formation in shoots and tree stems of two deciduous broad-leaved tree species.
3. 学会等名 9th Pacific Regional Wood Anatomy Conference. Bali, Indonesia, 2017. 9 (国際学会)
4. 発表年 2017年～2019年

1. 発表者名 野口結子・堀川慎一郎・黒田慶子・石井弘明.
2. 発表標題 クスノキ老木木の通水構造：高さにもなう通水性と安全性のトレードオフ
3. 学会等名 第65回日本生態学会大会，札幌
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 黒田克史、山根健一、伊藤優子
2. 発表標題 クライオSEM/EDXによるコナラ辺材に注入したセシウムの木部内放射方向の局在解析
3. 学会等名 第68回日本木材学会大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 黒田克史
2. 発表標題 樹木木部の生活細胞(柔細胞)の氷点下温度への適応—組織学的なアプローチ
3. 学会等名 第129回日本森林学会大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Kuroda Katsushi, Yamane K, Itoh Y.
2. 発表標題 Radial movement of cesium in Cryptomeria japonica xylem analyzed in the frozen state by cryo-SEM/EDX
3. 学会等名 IUFRO 2017 Division 5 Conference, Vancouver, Canada, 12-16 June 2017
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 黒田慶子, 明貝直晃
2. 発表標題 つる性木本植物サルナシおよびフジの組織構造と生存戦略
3. 学会等名 第128回日本森林学会大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 堀川慎一郎・明貝直晃・新良貴歩美・東若菜・石井弘明
2. 発表標題 ブナの葉における形態的可塑性の地域間差
3. 学会等名 第67回応用森林学会大会
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 堀川慎一郎・石井弘明・明貝直晃・東若菜・新良貴歩美
2. 発表標題 ブナの表現型可塑性とその地域変異
3. 学会等名 第64回日本生態学会大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 堀川慎一郎・明貝直晃・新良貴歩美・東若菜・石井弘明
2. 発表標題 気候条件からみたブナの葉の表現型可塑性
3. 学会等名 第128回日本森林学会大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 黒田克史、山根健一、伊藤優子
2. 発表標題 クライオSEM/EDXによるスギ辺材に注入したセシウムの木部内放射方向の局在解析(2)冬期長期間注入
3. 学会等名 第67回日本木材学会大会
4. 発表年 2017年

〔図書〕 計2件

1. 著者名 石井弘明	4. 発行年 2019年
2. 出版社 朝倉書店	5. 総ページ数 184
3. 書名 森林生態学	

1. 著者名 黒田 慶子、太田 祐子、佐橋 憲生	4. 発行年 2020年
2. 出版社 朝倉書店	5. 総ページ数 216
3. 書名 森林病理学	

〔産業財産権〕

〔その他〕

6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究分担者	石井 弘明 (Ishii Hiroaki) (50346251)	神戸大学・農学研究科・准教授 (14501)	
研究分担者	黒田 克史 (Kuroda Katsushi) (90399379)	国立研究開発法人森林研究・整備機構・その他部局等・主任 研究員 等 (82105)	
研究分担者	東 若菜 (Azuma Wakana) (20780761)	京都大学・農学研究科・特別研究員 (PD) (14301)	