

論文

シソ科植物「シモバシラ」による氷晶析出機構への 物理的アプローチ

武田 一夫¹

要 旨

シソ科植物「シモバシラ」による氷晶析出機構を、野外観測や室内実験を通して、物理現象として説明することを試みた。シモバシラは、野外では生きた根系が土壤水を、室内実験では根系のない生きた茎や死んだ茎が容器の水を吸引して、茎の木部表面から多くの薄い板状の氷晶を放射状に析出した。その結果、吸水や氷晶析出は、根系とは無関係に、茎の生死を問わず、木部の構造によって起こることが示された。木部表面には、電子顕微鏡画像から1 μ m大のピット(壁孔)が見つかった。以上のことから、このピットによって木部表面にある氷が木部内部への侵入を阻止されると、ピットの大きさから氷-水界面の過冷却度(界面の温度と平衡温度との差)は0.11 K、界面の間隙水圧は -1.4×10^5 Paと試算される。この吸引圧が駆動力となり、土壤水は根系や茎内部を経て木部表面に移動して凍結し、氷晶が木部表面から外に向かって連続して成長する。仮に、木部内部へ氷が侵入しても、放射柔組織や導管のピットが同様の役割をすると考えられる。析出は、最大析出速度と ΔT_a (冷却温度 T_a と平衡温度との差)との関係で、茎の透水係数や氷の熱伝導係数などを反映した直線より ΔT_a が大きい範囲で起こると考えられる。

キーワード: シモバシラ, シソ科, 氷晶析出, 多孔構造, 物理現象

Key words: *Keiskea japonica* Miq., Lamiaceae, Ice segregation, Porous structure, Physical phenomenon

1. はじめに

シソ科植物の多年草である「シモバシラ」(*Keiskea japonica* Miq.)は、江戸時代末期の植物学者 伊藤圭介に因んで命名され(杉本, 1988; 名古屋市東山植物園, 2003), その茎から氷晶を析出(氷晶分離)することが特徴である。初冬に、葉の落ちた茎の表面から放射状に薄い板状の氷晶を析出し、国内では関東以西の山地の木陰に生息する(牧野, 1982)。

一般に氷晶の析出現象は、土が凍る際に地表面で霜柱や地中でアイスレンズとして観察される他、多孔質フィルター上(Ozawa and Kinoshita, 1989)や植物でも起こること(Hillefors, 1976; Laucks *et al.*, 1993; 酒井, 2003; 武田, 2005 など)が知られている。土の凍結に伴って起こる氷晶の

析出は、土が体積膨張する、また凍上力と呼ばれる大きな力が発生する凍上現象として、理学・工学・農学などの分野で実用的な課題が取り組まれている(例えば、日本雪氷学会, 2005)。しかし、土の種類や粒子の多様性から、複雑な現象と考えられ、その機構は未だ諸説存在する。

植物体内で起こる氷晶析出現象は、細胞の破壊防止のために起こる細胞外凍結と、凍結脱水による植物花芽の耐凍性向上のために起こる器官外凍結とに分類されている(酒井, 1982; Ishikawa *et al.*, 2004)。しかし、シモバシラなどの植物で起こる氷晶析出現象は、上記の分類にはない、いわば植物外凍結にあたり、先行研究が限られている(Higuchi and Muguruma, 1958; 木村・田中丸, 1988; 大前・武田, 2005; 犀川, 2006, 2007; Murata *et al.*, 2012)。この析出現象を起こす理由も機構も未解明な課題である。これまでに明らかになっ

¹ 帯広畜産大学

〒085-8555 帯広市稲田町西2線11番地

ていることは、シモバシラの茎が氷晶析出直前には緑色で生きており、析出に伴って樹皮が自然にはがれること、析出は夜間・早朝の気温低下で複数回繰り返されて割れた茎の組織からも続くこと(田丸ら, 2011)である。中でも、長く成長する氷晶は、未だ茎組織の損傷の少ない、析出の初期段階で見られることである。析出の時期、地下部には新たな萌芽を形成した根系が生きており(犀川, 2006)、生きた根系を通して土壤水を吸い上げることである。同様の現象は、シモバシラ以外でも、例えばシソ科植物「カメバヒキオコシ (*Isodon kameba*)」「アキチヨウジ (*Isodon longitubus*)」「サルビア (*Salvia splendens*)」、キク科「アズマヤマアザミ (*Cirsium microspicatum*)」、クマツヅラ科「ランタナ (*Lantana camara*)」など数多くみられる(牧野, 1982, 1983; 高橋・木村, 1990; 犀川, 2006; 水谷, 2012)。

本研究は、シモバシラの氷晶析出過程を野外観測や室内実験を通して定量的に記載し、氷晶析出機構を凍上現象の一つとして物理的に説明することを目的とした。

2. 観測・実験の概要

本研究は、シモバシラによる氷晶析出の野外観測と室内実験とからなる。

2.1 野外観測

野外観測は、高尾山(東京都八王子市)に隣接する山間地(標高520m)で行った。シモバシラが自生する高尾山一帯は、冬期には気温が氷点下に低下しやすいため、氷晶析出の観測に適した地域である。しかし、年によって気温などの条件が異なるため、2003年12月21日~22日と2004年12月22日~23日の夜7時ごろから朝7時にかけて2回の観測を行った。最寄りの八王子気象観測地(標高123m)のデータによると、これらの観測日の最低気温は、それぞれ -2.0°C と 0.2°C で12月に入って最も低い値になった。現地のシモバシラは、草刈りのため観測時には上部が切断され、地上高さ200mm程度の茎に氷晶が観察された。2003年の観測地は地表面が厚さ約30mmのリター(枯葉・枯枝)で覆われていたが、2004年はほとんど覆われていなかった。

観測は、夜間の気温が氷点下まで降下した後、

茎から氷晶が析出する過程を観察した。2003年には以下の5項目から(1), (2), (3)について、また2004年には5項目すべてについて行った。

(1) 植物の形状: 茎の直径および長さを測定した。試料数は2003年が11個体、2004年が10個体であった。

(2) 氷晶の形状と重量: 気温が 0°C 以上になって析出が停止した後、氷晶の放射方向の長さ、析出範囲の高さ、重量(吸水量)を測定した。

(3) 温度: 零点補正を行ったサーミスタ温度計を用い、地上高さ0, 100, 150mm, 地中深さ100mmの位置で測定した。

(4) 土壌の体積含水率: シモバシラの根系は、概ね深さ20~100mmにある主根から細根が周囲および深くに伸びて、この範囲で吸水するとみられる。このため、土壌サンプラー(直径約50mm, 長さ50mm, 体積100ml)を用いて深さ50~100mmの土壌を採取し、 110°C 炉乾燥によって体積含水率を測定した(地盤工学会, 2003)。2003年の試料数は、5個であった。なお、表土は関東ロームで覆われていた。

(5) 氷晶の析出速度: 茎による氷晶析出は、3次的に起こるため、速度が一義的に決まらない。このため、マイクロビデオカメラ(キーエンス社製, VH-5910)で撮影した画像から10分毎に成長量を測定し、析出速度を算出した。ここではより正確な速度を得るため、カメラ正面で水平に移動する氷晶上の特定の点を計測対象にした。

2.2 室内実験

室内実験は、氷晶の析出実験、光学顕微鏡による茎構造の観察、走査型電子顕微鏡による画像解析からなる。

2.2.1 氷晶の析出実験

氷晶析出に伴って吸水力の発生する箇所と、氷晶の析出速度と供試体の冷却温度との関係を明らかにするため、根系を除去したシモバシラの茎を使って、氷晶の析出現象を室内実験で再現した。

実験に用いた装置を図1に示す。装置は、厚さ50mmの断熱材(スタイロフォーム)で造った、内寸縦300mm×横300mm×高さ750mmの断熱箱を用いた。これを、内部中央で厚さ30mmの断熱板を使って、上部と下部に分離した。上部には温度制御装置で負の温度に制御する冷却装

表 1 シモバシラの室内実験および野外観測の結果のまとめ。

番号	試料長	試料直径	試料重量	試料保存	冷却温度	水温	氷重量	氷晶析出 高さ範囲 **	氷放射長 片側最長	氷晶最大 析出速度
	mm	(短径~長径) mm	g		°C	°C	g	mm	mm	1×10^{-7} $m \cdot s^{-1}$
E-01	135	4.0 ~ 4.1	2.20	水中	-3.2	1.3	5.30	20 ~ 110	21	4.4
E-02	128	3.8 ~ 3.9	3.15	水中	-3.0	1.5	4.65	18 ~ 87	15	5.7
E-03	130	3.2 ~ 3.3	1.18	水中	-2.6	1.2	4.29	21 ~ 98	18	6.5
E-04	132	3.0 ~ 3.2	1.17	水中	-3.8	0.9	1.24	0 ~ 86	8	2.5
E-05	142	2.8 ~ 3.2	1.01	水中	-2.2	1.1	1.12	5 ~ 83	5	2.8
E-06	115	3.3 ~ 3.6	1.33	水中	-2.6	2.2	0.74	21 ~ 72	21	5
E-07	99	3.7 ~ 3.9	1.39	水中	-1.7	2.3	2.32	10 ~ 81	17	1.7
E-08	124	2.7 ~ 2.9	1.09	採取後	-3.8	2.1	2.30	2 ~ 70	24	3.3
E-09	263	4.9 ~ 5.2	3.88	水中	-2.0	3.2	3.72	15 ~ 63	14	3.1
E-10	210	2.5 ~ 3.2	1.20	採取後	-4.6	5.5	2.30	0 ~ 45	21	5
E-11	210	2.7 ~ 3.3	1.20	水中	-3.9	6.2	2.20	0 ~ 100	9	6.7
F-01	97	4.1 ~ 5.0	1.30	—	-3.7	3.8*	4.20	12 ~ 76	26	13.4

E-01~E-11：室内実験，F-01：野外観測（2004/12，於：高尾山），*：地温，**：実験は内部断熱材の上面を 0cm，野外観測は地面を 0cm とする．試料保存：水中は水中養生，採取後は採取直後の茎を用いた．

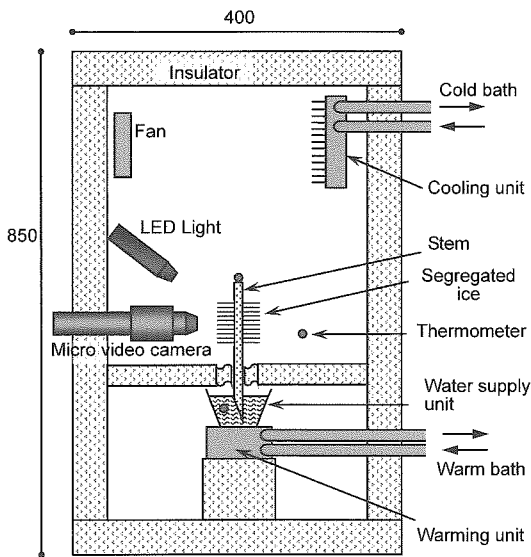


図 1 シモバシラの茎を用いた氷晶析出の室内実験装置の模式図（数字の単位：mm）。

置，ファン，LED ライト，マイクロビデオカメラを設置した．下部には，正の温度に制御する加温装置，その上に蒸留水の入った上部内径 58 mm，下部内径 43 mm，深さ 40 mm の給水容器（80.8 ml）を設置した．吸水量に対して容器内の水位変

動が十分小さいので，変水位とした．温度測定は，サーミスタ温度計を用いて，底面（中央部断熱板の上面）から高さ 30 mm，100 mm の温度，および給水容器中の水温の計 3ヶ所で行った．

氷晶の析出実験は，以下の手順で，表 1 に示す 11 例を行った．

(1) 試料準備：シモバシラの茎（長さ 99~263 mm）を用意する．11 月下旬に高尾山周辺で採取した茎から，2 つは根系付の生きた状態で採取直後の茎を実験に用いた．残りの 9 つは，採取後乾燥を防ぐために蒸留水で約 2 か月水中保存した死んだ植物個体を用いた．

(2) 試料測定：試料の直径，長さ，重量を測定した．断面が四角形に近い，長さの異なるシモバシラの茎は，上・下端部と中央部で長径・短径を測定し，平均直径を求めた（表 1）．

(3) 試料設置：上部の底面となる断熱板に供試体を設置し，茎の下端が確実に水に浸り，実験中供試体が吸水できるように給水容器内まで押し込んだ．試料長が異なるため，容器内侵入深さは 20 mm 程度の違いが生じた．

(4) 温度制御と温度測定：実験開始前，下部の給水容器の水温を正温度（+0.9~+6.2°C）に保った．冷却開始を実験開始とし，高さ 100 mm の温度（冷

却温度 T_a とよぶ) が $-1.4 \sim -4.6^\circ\text{C}$ になるように下げた。温度は 10 分毎にデータを採取・記録した。

(5) 実験終了: 冷却温度が $-1.7 \sim -4.6^\circ\text{C}$ まで下がり、氷晶の析出が継続した後、数時間経過してもそれ以上の析出が認められないとき、析出が停止したと判断して実験を終了した。

(6) 試料処理: 実験終了後、析出した氷晶の茎下端からの成長範囲、茎から放射方向の氷晶の長さ、氷晶の重量を算出するための茎重量を測定した。

(7) 氷晶析出速度算出: 野外観測の項目 (5) と同様の方法で、マイクロビデオ画像正面の水平に成長する特定点を決めて解析した。

2.2.2 光学顕微鏡による茎構造の観察

茎試料は、ミクロトームで薄く切断して、断面構造、通水路を光学顕微鏡で写真撮影し、観察した。断面が四角形の茎は、外から中心部に向かって樹皮 (表皮, 皮層, 師部, 韌皮繊維), 木部, 髓の各組織に大別される (図 2)。内側の木部には、表面近くの形成層や師部, 導管, また放射方向に放射柔組織が存在する (厚川, 2006)。茎の直径は、四角形をした断面の最も短い辺と対角線を測定し、平均して求めた。

氷晶の析出に伴う茎中の通水路 (茎の長さ方向にある水の輸送管) を特定するため、氷晶の析出実験では、青色色素 (ファンタジーブルー) を重量比約 0.1~1.0% で溶かした色水を、給水容器の水に用いた。なお、氷晶析出時と比較するため、同様の方法で夏期に葉のついた茎を使って、葉の蒸発散に伴う茎内の通水路も確認した。

2.2.3 走査型電子顕微鏡による画像解析

茎の微細構造を調べるため、走査型電子顕微鏡で茎の画像を撮影した。試料には氷晶の析出実験直後に茎から樹皮の剥がれた木部を用い、カミソリやミクロトームでその観察面を整形した。これを脱水するため、エタノール 50% 溶液に 1 日間浸潤した。同様に、70% 溶液, 90% 溶液, 99% 溶液, 無水エタノール溶液に各々 1 日間段階的に浸潤した。さらに、空隙をトブチルアルコールに置換するため、1 日に 1 回合計 3 回トブチルアルコールに浸潤した。試料は、真空凍結乾燥機 (日本電子(株) 社製, JFD-300) で約 1ヶ月間凍結乾燥を施した。乾燥させた後、スパッタリング装置 (日

本電子(株) 社製, JUC-5000) を用いて、傾斜方向を変えて数回プラチナコーティングを行った。以上の処理を経て、走査型電子顕微鏡 (日本電子(株) 社製, JSM-6301F) により、倍率 $\times 27 \sim \times 12,000$ で画像を撮影した。

3. 観測・実験結果

3.1 野外観測

2003 年には、観測した氷晶は、地上高さ 193 mm, 直径 3.1~4.3 mm の茎に、析出範囲の茎高さ 25~183 mm, 茎から放射方向 (地面に概ね水平) の片側最長 35 mm, 氷晶重量 16.3 g の大きなものであった (図 3)。放射方向の長さが地表面からの高さ毎に比較的均一に析出した。このとき、地上高さ 100 mm にある茎周囲の空気温度は、 $-2.1 \sim -3.7^\circ\text{C}$ が約 12 時間継続した。夜間の最低温度は、地上高さ 150 mm で -3.5°C , 高さ 100 mm で -3.7°C , 地表面で 0.1°C , 地中深さ 100 mm で 1.8°C であった (図 4)。また、周囲にある茎からも一斉に氷晶の析出がみられた。

一方、2004 年に観測した個体は、茎の長さ 97 mm, 直径 4.1~5.0 mm で、氷晶が茎の上部ほど放射方向の長さが短くなる、析出形態であった。氷晶は、茎の地上高さ 12~76 mm の範囲に析出し、放射方向の最長が 26 mm で、重量が 4.2 g であった。地上高さ 100 mm の温度は、 $-1.5 \sim$

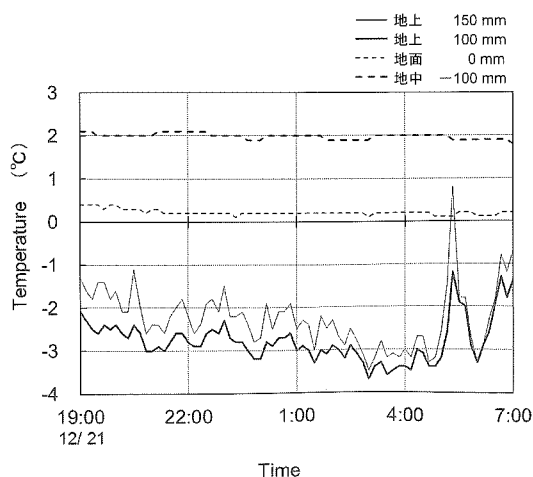


図 4 野外観測におけるシモバシラの茎周囲の温度変化 (2003/12/21, 於: 高尾山)。

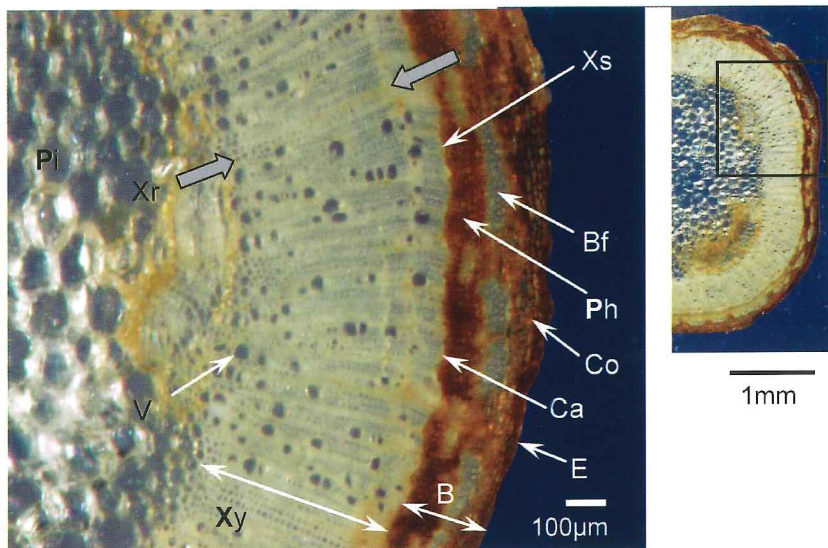


図 2 シモバシラの茎断面の顕微鏡写真 (E:表皮, B:樹皮, Co:皮層, Bf:韌皮繊維, Ph:師部, Ca:形成層, Xs:木部表面, Xy:木部, Xr:放射柔組織 (灰色矢印で挟まれる部分), V:導管, Pi:髓). 左図は右図□部分の拡大.



図 3 野外のシモバシラの茎にできた析出氷晶 (2003/12, 於:高尾山).

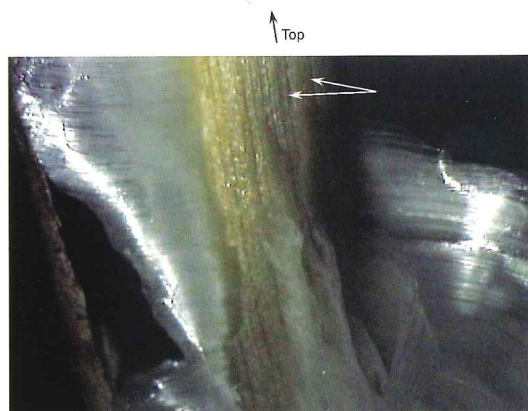


図 5 野外のシモバシラから析出する氷晶の拡大写真 (2004/12, 於:高尾山, 茎の直径は4.9mm, 矢印は木部表面にみられる黒い線).

-3.7℃が2003年同様に12時間近く継続した。夜間の最低温度は、地上高さ150mmで-2.3℃、高さ100mmで-3.7℃、地表面で-2.5℃、地中深

さ100mmで3.8℃であった。土壌は、体積含水率が38~42%で湿潤状態に保たれていた。このとき撮影したマイクロビデオ画像から、茎の放射方向に成長する氷晶の析出範囲は、凹凸のある木部表面の中でも、黒っぽい縦線(凹部)に沿って始まり、縦線上方に伸張し、次第に縦線間や表面全体に広がっていった(図5)。氷晶の析出速度は、 $13.4 \times 10^{-7} \text{m s}^{-1}$ で概ね一定であった。析出

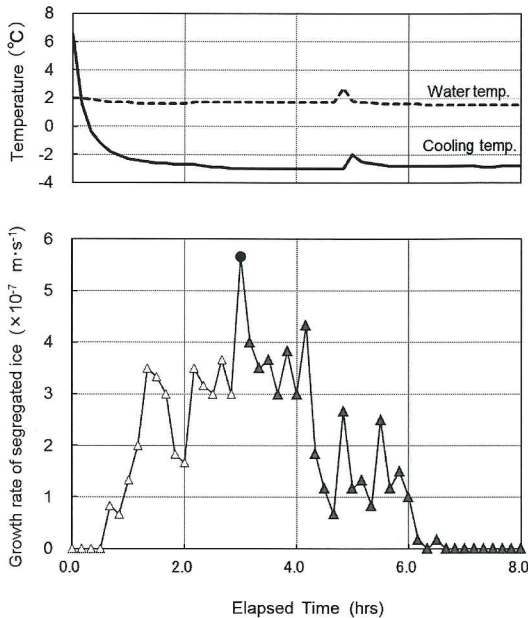


図 6-1 シモバシラの茎を用いた氷晶析出の室内実験の結果 (実験 E-02, ●印は最大値, △: 速度増加過程, ▲: 速度減少過程). 上: 茎周囲の温度と水温の時間変化, 下: 氷晶析出速度の時間変化.

した板状の氷晶は、幾重にも重なり、その1枚1枚はまるでオブラートのごとく向こうが透けるように薄く、析出方向に繊細な筋をつくり、針状の結晶を1列に並べて1枚の板を構成していた。析出方向に長い氷晶の多くは、歪曲して花びらのような形状をしていた。また、周囲の多くの茎からも氷晶析出が観察され、茎の下部が長く上部が短いものや、上下均等の長さに成長したものなど様々な形状があった。

3.2 室内実験

3.2.1 氷晶の析出実験

氷晶の析出実験11例について、試料の大きさ・重量、試料の保存方法、実験温度、実験時の氷晶の最大析出速度、氷晶の大きさ・重量・氷の析出範囲を、表1にまとめた。

この内の実験 E-2 を詳述する。冷却温度 T_a を -3.0°C に、水温を $+2.0^\circ\text{C}$ になるように設定した。図 6-1 に示すように、実験開始後、ほぼ一定の水温に対して、冷却温度は低下し、開始から約 30 分後に冷却温度が -1.4°C になったところで、木部表

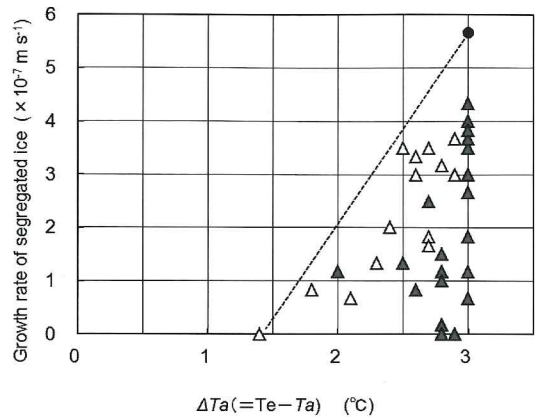


図 6-2 シモバシラの茎の冷却度 ΔT_a と氷の析出速度との関係 (実験 E-02, ●印は最大値, △: 速度増加過程の点, ▲: 速度減少過程の点).

面で氷晶の析出が確認された。このことは、根系がなくても茎構造だけで吸水が起こり、氷晶を析出することを示している。析出速度は、一時的に減少しても増加が続き、3 時間のとき冷却温度 -3.2°C 、水温 1.7°C で最大値 $5.6 \times 10^{-7} \text{m s}^{-1}$ に達した (速度の増加過程)。その後 4 時間 10 分まで、多少の凹凸はあるが、約 $3.5 \times 10^{-7} \text{m s}^{-1}$ でほぼ一定になった。4 時間 10 分以降、析出速度は一定を保った後減少し、6 時間 40 分で速度が零になり、氷晶の析出は停止した (速度の減少過程)。析出範囲は断熱材底面から高さ方向に $18 \sim 87 \text{mm}$ 、放射方向の長さは 15mm 、氷晶の重量は 4.7g であった。一連の過程から、平衡温度 T_e ($=273.15 \text{K}$) と冷却温度 T_a との差、冷却度 ΔT_a ($=T_e - T_a$) と析出速度との関係を図 6-2 に示した。ここでは、 $\Delta T_a = 3.0 \text{K}$ の最大析出速度 $5.6 \times 10^{-7} \text{m s}^{-1}$ (●印) と $\Delta T_a = 1.4 \text{K}$ の析出速度 $0.17 \times 10^{-7} \text{m s}^{-1}$ とを結ぶ点線を境に、析出速度はより大きな ΔT_a の領域に分布している。また、同じ析出速度でも、増加過程の点は、減少過程の点に比べて、点線に近い範囲に分布している。

実験で得た析出氷晶は、形状や大きさが様々であった。多くは上下の中ほどが太い形状を示し、野外の氷晶ほど大きく成長しなかった。実験で得た中から、形状を代表する E-10 の実験終了後の氷晶の写真を、図 7 に示した。シモバシラによる氷晶析出は、根系を除去しても起こり、根系とは

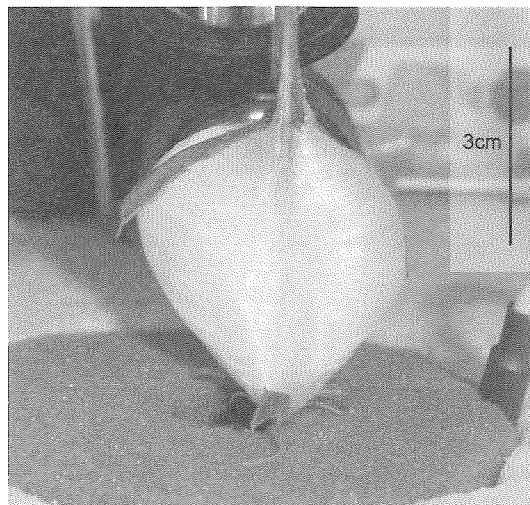


図 7 室内実験でシモバシラの茎にできた析出氷晶 (実験 E-10). 生きた茎で実験を行い, 表皮がはがれている.

無関係に茎の構造のみで起こることが示された。また、氷晶の析出速度と ΔT_a との関係は、図 6-2 が示すように、直線関係になく、両者は一義的に決まらない。しかし、生きた茎、死んだ茎、根系を有する生きた茎と、茎の条件が異なっても、氷晶析出が茎の構造によって決まるならば、析出速度は無制限に増加するとは考え難い。析出速度に上限のある可能性がある。そこで、この上限を探るため、最大析出速度 (●印) を使って、同様に他の実験 10 例の結果と、2004 年 12 月高尾山の野外観測から温度 (地上 100 mm) を T_a として結果を加え、 ΔT_a (K) と氷晶の最大析出速度 V_h ($\times 10^{-7} \text{ m s}^{-1}$) を図 8 にまとめた。これらの分布の左端に示す直線は、次式で与えられる。

$$V_h = 5.9 \Delta T_a - 8.3 \quad (1)$$

式 (1) と ΔT_a との切片は、1.4 K になった。この式より ΔT_a が小さい領域では最大析出速度は出現しなかった。2004 年の野外観測で得られた $\Delta T_a = 3.7 \text{ K}$ のときの析出速度 $13.4 \times 10^{-7} \text{ m s}^{-1}$ は、実験の最大値より約 2 倍大きくなった。2 例ではあるが、生きた茎は同じ析出速度でもより大きい ΔT_a で起こった。また、今回の室内実験や野外観測では、 ΔT_a が 4.6 K 以上で氷晶の析出はみられなかった。

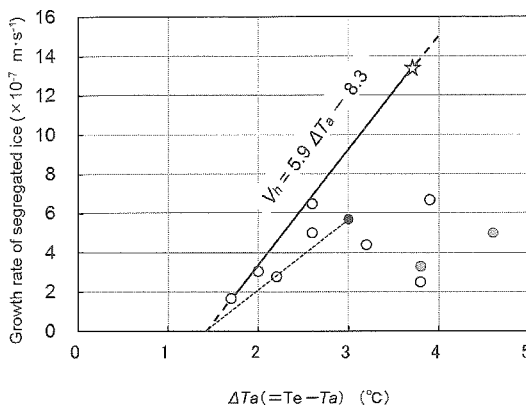


図 8 室内実験におけるシモバシラの茎の冷却度 ΔT_a と最大析出速度との関係 (●……: 実験 E-02, ☆: 野外観測 F-01, ○●: 水中養生した死んだ茎試料による実験, ◎: 採取直後の生きた茎試料による実験).

3.2.2 光学顕微鏡による茎構造の観察

光学顕微鏡による画像から、つぎのような茎の構造が明らかになった。組織のサイズには幅があり (表 2), 以下の本文中の数値は平均値を示す。茎は長径 $4.49 \pm 1.59 \text{ mm}$ に対して短径 $3.95 \pm 1.01 \text{ mm}$ であった。樹皮の平均厚さは $232 \pm 39 \mu\text{m}$ であった。木部には表面に周期 $223 \pm 47 \mu\text{m}$ の凹凸があり、その高低差は $36 \mu\text{m}$ であった。円を仮定した直径を 3.76 mm とすると、茎 1 本あたり 53 周期になる。木部の内側で髄との境界付近の導管は、長径 $35.8 \pm 5.3 \mu\text{m}$, 短径 $29.1 \pm 4.5 \mu\text{m}$ であった。また、最も中心部に位置する髄は長径 $2.83 \pm 1.75 \text{ mm}$, 短径 $2.52 \pm 1.54 \text{ mm}$ で、組織 1 個の大きさは長径 $92.7 \pm 24.6 \mu\text{m}$, 短径 $78.6 \pm 22.1 \mu\text{m}$ であった。

氷晶の析出実験で青色色素 (ファンタジーブルー) を溶かした水を吸わせた茎の解析から、色素の集積は木部表面付近や、導管周辺、木部全体など毎回異なり、特定箇所での染色は認められなかった。同様のことは、犀川 (2007) でも示されている。髄も染色されないことから、通水路は木部内のいずれかの場所であるが、特定は今後の課題である。また、夏期に葉のついた茎を使って、葉の蒸発散に伴う茎内の通水路を確認したところ、特定の導管部分が青く染まった。

表 2 シモバシラの茎組織の特性.

項 目	単位	平均値	平均長径 (長さ)	平均短径 (幅)	単位面積あたりの 個数 ($N \text{ mm}^{-2}$)	対象 試料数	備 考	
茎 サンプル直径	mm	4.22	4.49 ± 1.59	3.95 ± 1.01		14		
樹皮 樹皮厚さ	μm	232 ± 39				7		
木部	凹凸個数	N	53				木部直径を 3.76mm として	
	凹凸周期 (長さ)	μm	223 ± 47			21		
	凹凸高低差	μm	36					
	スリット	μm		253 ± 75	6.9 ± 2.0	91	25	積算長さ 11.98mm mm ²
	ビット	μm		0.94 ± 0.08	0.34 ± 0.03	4.5×10^4	8	
	放射柔組織 (長さ)	μm		433 ± 27			16	
導管	放射柔組織 (幅)	μm		10.0 ± 1.7		5		
	直径	μm		35.8 ± 5.3	29.1 ± 4.5		16	
	ビット	μm		1.53 ± 0.87	0.38 ± 0.10	6.8×10^4	67	
	直径	mm		2.83 ± 1.75	2.52 ± 1.54		14	
髓	組織直径	μm		92.7 ± 24.6	78.6 ± 22.1		16	
	ビット	μm		1.78 ± 0.08	1.43 ± 0.04	6.0×10^3	13	

3.2.3 走査型電子顕微鏡による画像解析

木部表面の走査型電子顕微鏡写真を、図 9 に示す。茎の表面を順に拡大していくと、木部表面には、茎の長さ方向に多数の細長い裂け目（以下、スリットとよぶ）が見られた。その幅は $6.9 \pm 2.0 \mu\text{m}$ 、長さは $253 \pm 75 \mu\text{m}$ であった。木部表面 1 mm^2 あたりのスリットの個数は 91 個で、積算長さは 11.98 mm であった。図 5 の木部表面にみられた黒い縦線は、表面凹部にある連続して長いスリットのようにみられる。板状の氷晶は、これらスリットに平行に出現し、成長する。木部表面組織には長径 $0.94 \pm 0.08 \mu\text{m}$ 、短径 $0.34 \pm 0.03 \mu\text{m}$ の壁孔 (Rudall, 1997; 以下、ビットとよぶ) が、 $4.5 \times 10^4 \text{ 個 mm}^{-2}$ の密度で分布していた。

茎の断面構造をみると (図 10)、木部内部には幅 $10.0 \pm 1.7 \mu\text{m}$ 、長さ $433 \pm 27 \mu\text{m}$ の放射柔組織が、表面の凹凸 1 周期あたり 3~5 本存在した。幅は最大 $11.6 \mu\text{m}$ であった。この組織の壁面にも $1 \mu\text{m}$ 大のビットが観察された。また、木部と髓との境界には、らせん紋導管 (井上, 1998) とビット構造をもつ階紋導管が分布していた。そのビットは、長さ $1.53 \pm 0.87 \mu\text{m}$ 、幅 $0.38 \pm 0.10 \mu\text{m}$ 、分布密度 $6.8 \times 10^4 \text{ 個 mm}^{-2}$ であった。さらに、髓にも長さ $1.78 \pm 0.08 \mu\text{m}$ 、幅 $1.43 \pm 0.04 \mu\text{m}$ のビットが分布密度 $6.0 \times 10^3 \text{ 個 mm}^{-2}$ で観察された。

4. 考察

一般に氷晶析出が起こるためには、微細な孔を

もつ多孔構造内部へ氷の侵入が阻止され、多孔構造の内部から表面へ水移動を起こす駆動力が表面に発生する必要がある (Kuroda, 1985)。また、氷晶析出は、無制限に起こるのではなく、特定の因子や条件によって律速されると思われる。観測と実験の結果から、これらのことを考察した。

4.1 多孔構造による氷の侵入阻止

4.1.1 多孔構造による氷晶析出機構

表面で形成した氷は、多孔構造の内部へ侵入を阻止されることによって、氷~水界面で大きな水の吸引圧を発生し、内部から表面へ水移動を起こし、表面で水を凍らせて、氷晶として成長する (氷晶が析出する) 物理モデルで説明される (Kuroda, 1985; 黒田, 1986; Ozawa and Kinoshita, 1989)。

氷点下の温度で、水の過冷却が破れたとき、氷の成長は始まる。氷は成長面の温度 T_i が平衡温度 T_e に等しいと、氷~水界面が平面 (曲率半径 $r_i = \infty$) になって、成長が停止し、平衡状態を保つ。しかし、多孔構造の表面で、氷が孔内への侵入を阻まれると、 T_i が 0°C よりわずかに小さく、氷は温度差すなわち過冷却度 $\Delta T_i (= T_e - T_i) > 0$ (K) をもち、それに対応する曲率半径 r_i (m) で孔内へ凸になる (図 11)。このとき、氷の半径 r_i は孔の半径 r_p (m) より大きい。同時に、内部から氷の成長面へ氷が供給されると、氷は成長面で凍結し、氷は氷晶として拘束されない孔とは反対方向へ連続的に成長する。これが氷晶析出現象である。こ

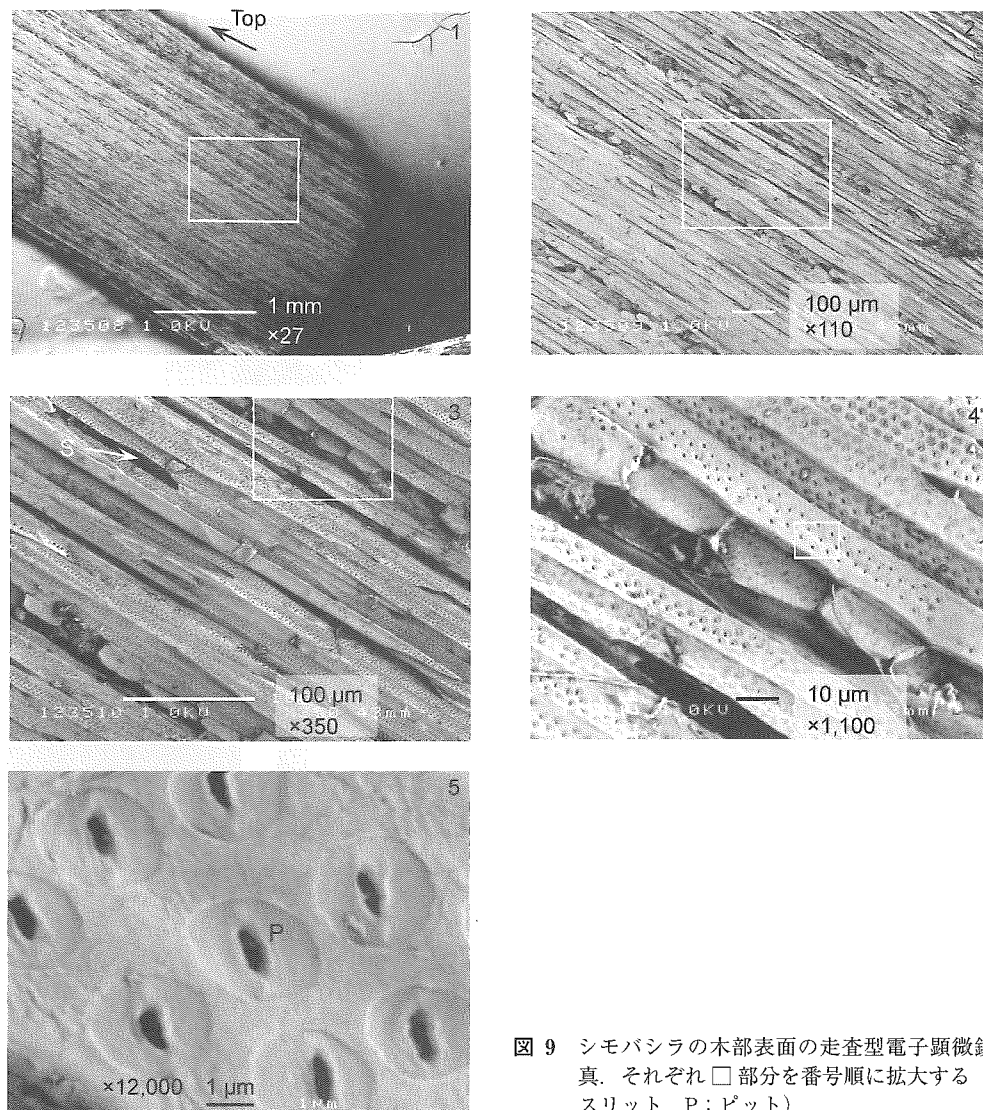


図 9 シモバシラの木部表面の走査型電子顕微鏡写真. それぞれ□部分を番号順に拡大する (S: スリット, P: ピット).

の ΔT_i は, r_i の関数として, Gibbs-Thomson の式 (Jackson *et al.*, 1966) から,

$$\Delta T_i = \frac{2\sigma_{iw}T_e v_i}{Q_e r_i} \quad (2)$$

で与えられる. ここで, σ_{iw} (N m^{-1}): 氷と水の界面の表面張力, Q_e (J): 1 分子あたりの融解熱, v_i (m^3): 氷の分子体積である. つぎに, r_i は, ΔT_i が大きくなると小さくなり, 孔の半径 r_p に等しくなると氷が孔へ侵入できる大きさになる. このときの ΔT_i を ΔT_i^* とする. 氷の侵入により, 物

質内の不凍水は過冷却が破れて凍結し, 水の供給が止まって析出も停止する. すなわち, 氷晶析出の条件は,

$$\Delta T_i \leq \Delta T_i^* \quad (3)$$

ということになる (Takeda, 1992). これらの議論は孔が円形の場合であるが, 楕円になると ΔT_i^* は次式で与えられる.

$$\Delta T_i^* = \left(\frac{1}{r_1} + \frac{1}{r_2} \right) \cdot \frac{\sigma_{iw} T_e v_i}{Q_e} \quad (4)$$

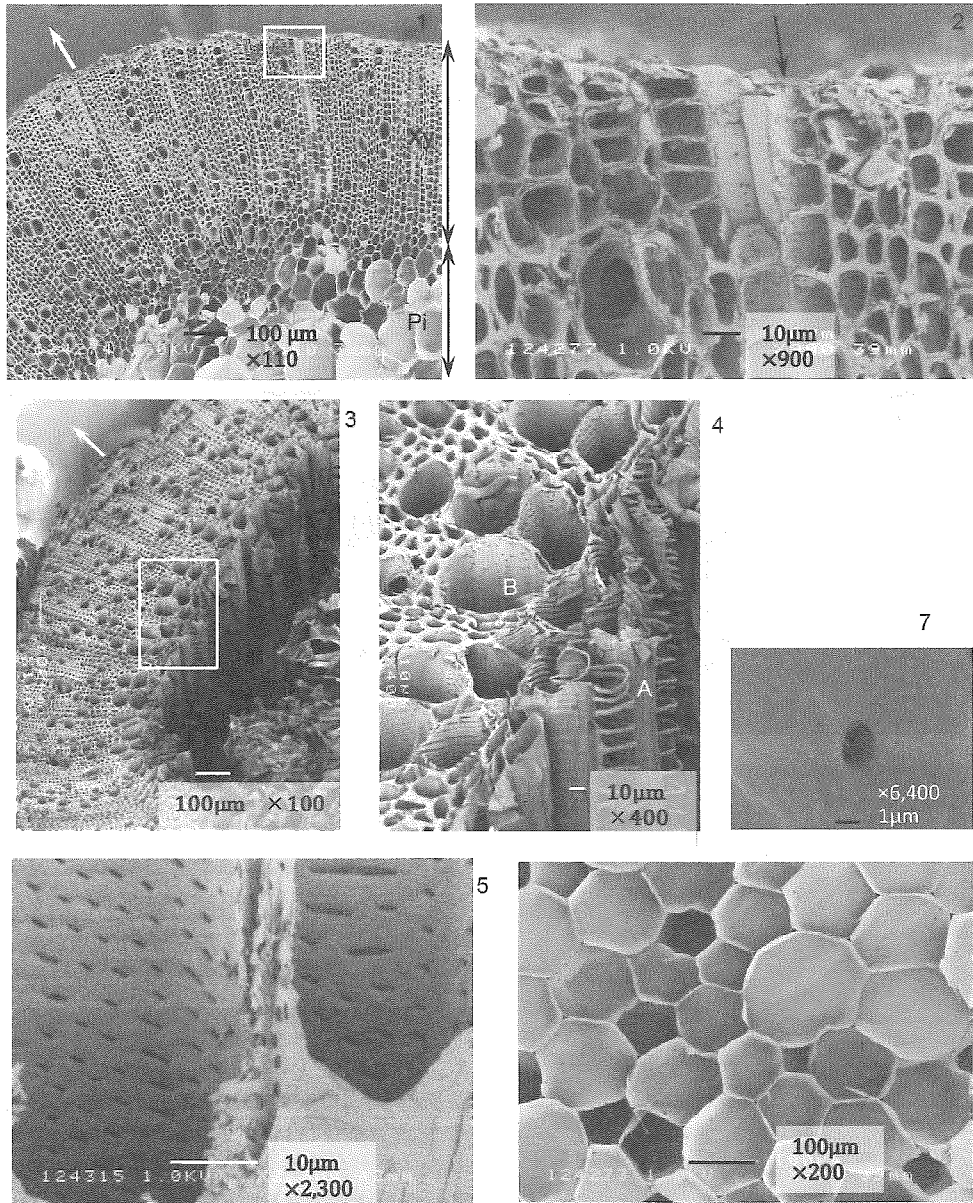


図 10 シモバシラの茎断面の走査型電子顕微鏡写真。1: Xy: 木部と Pi: 髓, 2: 1 の □ 部の拡大, 黒矢印は放射柔組織, 3: 木部断面, 4: 3 の □ 部分の拡大, 内側にらせん紋導管 A, 外側に階紋導管 B, 5: 階紋導管の内壁のピット, 6: 髓, 7: 髓のピット。白矢印方向へ氷晶は析出する。

ここで, r_1 (m): 楕円形状の短半径, r_2 (m): 長半径である。

4.1.2 氷の侵入を阻止する茎の構造

一連の実験を通して, 根系を除去した茎でも, 生死を問わず, 容器から吸水して氷晶を析出した。野外の水の析出と比較しても, 氷晶析出は根系が

なくても起こり, 茎構造が関与していることを示唆している。氷晶が析出するとき, 木部内部の水は過冷却状態である必要がある。木部内部へ氷が侵入すると, 過冷却が破れて水の供給が止まり, 析出は停止する。したがって, 氷晶が析出するためには, 木部表面で水の内部侵入が阻止されなけ

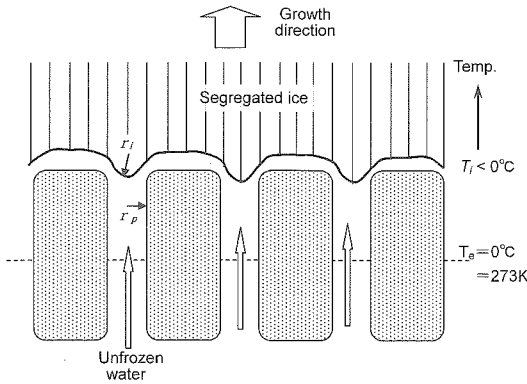


図 11 多孔構造表面での氷晶析出の模式図
(r_p は $0.5\mu\text{m}$ サイズである)。

ればならない。そこで、茎の如何なる組織がこれに関与しているのか、疑問になる。

氷晶の侵入防止機能は、電子顕微鏡写真から木部表面で氷晶析出が起こる場合にはスリットまたはピット、木部内部で起こる場合には放射柔組織または導管などのピットが担うものと考えられる。氷晶の侵入は、過冷却度 ΔT_i が大きくまた r_p が大きいほど可能性が高くなる。スリットは、ピットより 1 桁大きいので一見してスリットから侵入するように思われるが、表面にしかないのか、内部の放射柔組織につながっているのかによって役割が変わってくる。マイクロビデオ画像から、スリットのつながる木部表面の凹部に沿って板状の氷晶が成長し、伝搬する様子を見る限り、スリットの影響も考えられる。しかし、スリットの幅 $6.9\mu\text{m}$ 、長さ $253\mu\text{m}$ について、式 (4) で $Q_e = 1.0 \times 10^{-20}\text{J}$ 、 $v_i = 3.3 \times 10^{-29}\text{m}^3$ 、 $\sigma_{iw} = 3.0 \times 10^{-2}\text{Nm}^{-1}$ 、 $T_e = 273\text{K}$ として計算すると、スリットに水が侵入できる最小の過冷却度 ΔT_i^* は 0.0040K になる。同様に、表面にある $0.94 \times 0.34\mu\text{m}$ 大のピットの ΔT_i^* は 0.11K に、導管のピットのそれは 0.089K になる。

氷晶の侵入を阻止する機能を、スリットかピットかいずれが担うであろうか、計算結果から推測する。スリットの過冷却度 ΔT_i^* は、 0.0040K とピットに比べて 1~2 桁小さい。自然界で周囲の温度変化によって ΔT_e が変わると、式 (3) に示す ΔT_i が ΔT_i^* を上回る機会が増えると予想される。その結果、水の侵入を容易にし、表面では水

晶析出を起りにくいものにする。いわば、 ΔT_i^* が小さいほど氷晶析出を起こす許容度が低くなる。これに対して、木部表面にあるピットの ΔT_i^* は 0.11K と、周囲の温度変化に対する ΔT_i の変動を許容できる範囲が広く、水の侵入を抑え、析出しやすいことになる。仮に、水が茎内部に侵入しても、導管表面のピットによって $\Delta T_i^* = 0.089\text{K}$ まで ΔT_i の変動を許容でき、析出を継続できる。ピットによる ΔT_i^* はフィルター実験で示される ΔT_i や、析出速度のオーダーとも合致する (Ozawa and Kinoshita, 1989)。これらの結果は、より精密な実験によって明らかになるであろうが、氷晶の侵入防止機能がスリットよりもむしろピットによってもたらされる可能性を示唆している。

4.2 水移動をもたらす駆動力

4.2.1 氷晶析出時の物理モデル

つぎに、氷晶析出が起こるためには、茎中に氷の侵入を阻止する機能の他に、水の供給源 (野外的場合は土壌水) から茎内部を経て木部表面まで水が連続すること、水の移動を起こす駆動力が必要になる。この駆動力を概算するために、析出速度を物理モデルで検討した。

多孔構造表面から一定速度で水が成長するとき、氷と多孔構造との間にある水膜の化学ポテンシャル $\Delta\mu$ は、標準大気圧 ($p_0 = 1\text{atm} = 1.01 \times 10^5\text{Pa}$) の氷を基準にして測ると、層厚さ δ (m) の関数で表される。

$$\Delta\mu(\delta) = \frac{Q_e \Delta T_i}{T_e} + v_w \Delta p_i - \frac{n A^n \Delta \sigma_{\infty} v_w}{(A + \delta)^{n+1}} \quad (5)$$

ここで、 v_w (m^3): 水の分子体積、 $\Delta p_i = p_i - p_0$ (Pa): 氷にかかる上載圧、 $\Delta \sigma_{\infty}$ (Nm^{-1}): $= \sigma_{is} - (\sigma_{iw} + \sigma_{ws})$ 、すなわち氷と個体 (この場合は茎) の界面自由エネルギー (表面張力) σ_{is} から氷と水の界面自由エネルギー σ_{iw} と水と個体の界面自由エネルギー σ_{ws} の差、 n および A (m): 分子間ポテンシャルに関するパラメータで、 n は分子間の相互作用の強さに依存する係数、 $n=2$ のとき A は分子半径になる (Kuroda and Lacmann, 1982; Kuroda, 1985)。 $\Delta \sigma_{\infty}$ は界面の「濡れやすさ」のパラメータを表し、 $\Delta \sigma_{\infty} > 0$ が氷と個体の界面に水膜ができるための必要条件である (Kuroda, 1985)。ま

た、間隙水の化学ポテンシャル μ_w (J) ^{注1)} は、間隙水の圧力を p_w とすると、標準大気圧の水に対して、

$$\Delta\mu_w = \frac{Q_e \Delta T_i}{T_e} + v_w \Delta p_w - \frac{nA^n \Delta\sigma_\infty v_w}{(A+r_p)^{n+1}} \quad (6)$$

となる。ここで、 $\Delta p_w = p_w - p_0$ (Pa) : 標準大気圧に対する水圧差で自由水面より高ければ $\Delta p_w < 0$ である。

ダルシー則が成立つと仮定し、一般的な水の供給速度 V_w (m s^{-1}) は、

$$V_w = \frac{k}{d} [\Delta\mu_w - \Delta\mu(\delta)] \quad (7)$$

で与えられる。ここで、 k ($\text{m}^2 \text{s}^{-1} \text{J}^{-1}$) : 木部表面近くの透水係数、 d (m) : 間隙水と凍結面との距離、 k/d : 律速係数である。つぎに、水膜での凍結の過程が律速になっていない (ダルシー流速の動水抵抗に比べて凍結の抵抗が無視できる) 場合を考えると、水膜の化学ポテンシャルは上載圧下の水の化学ポテンシャルとほぼ等しいと近似することができる (Kuroda, 1985)。

$$\Delta\mu(\delta) \doteq \Delta\mu_i = v_i \Delta p_i \quad (8)$$

式 (8) の近似条件を使って、式 (7) を書き換えると、氷の成長速度 V_h は、

$$V_h = \frac{v_i}{v_w} \cdot \frac{k}{d} \left[\frac{Q_e \Delta T_i}{T_e} + v_w \Delta p_w - v_i \Delta p_i - \frac{nA^n \Delta\sigma_\infty v_w}{(A+r_p)^{n+1}} \right] \quad (9)$$

で表される。右辺第1項は水の過冷却度由来する析出速度の促進効果、第2項は間隙水の負圧である。これが大きくなると水膜との化学ポテンシャル差が小さくなるので抑制効果、第3項は上載圧による抑制効果、第4項は間隙壁への水の吸着による抑制効果 (界面効果) である。第4項は、間隙の大きさが水分子の半径 A より十分大きい (バルクの水: $r_p \gg A$) 場合、他の項に比べて無視

できる程度に小さくなり、その場合、 $V_h=0$ に対応する右辺の括弧内が、析出の停止条件として知られる修正 Clausius-Clapayron の式に等しくなる (Ozawa, 1989, 1997)。

4.2.2 氷晶析出に伴う水移動の駆動力

水移動の駆動力について、物理モデルを用いてシモバシラの場合を考える。木部表面で氷の析出が起こるとき、氷の上載圧は無視できるので $\Delta p_i \approx 0$ とすると、析出速度 V_h は式 (9) の右辺第3項が削除された式になる。このとき、氷の移動をもたらすための間隙水と水膜の化学ポテンシャルの差は、

$$\Delta\mu_w - \Delta\mu(\delta) \approx \frac{Q_e \Delta T_i}{T_e} + v_w \Delta p_w - \frac{nA^n \Delta\sigma_\infty v_w}{(A+r_p)^{n+1}} \quad (10)$$

になる。この値が正ならば、水膜への間隙水の吸引が可能になる。そこで、右辺第1項と第3項を概算すると、それぞれ $4.1 \times 10^{-24} \text{J}$ 、 $-2.7 \times 10^{-31} \text{J}$ になる。ここで、 $Q_e T_e^{-1} = 3.7 \times 10^{-23} \text{J K}^{-1}$ 、 $\Delta T_i = 0.11 \text{K}$ 、 $n=2$ 、 $A = 2.0 \times 10^{-10} \text{m}$ 、 $\Delta\sigma_\infty = 3.0 \times 10^{-2} \text{N m}^{-1}$ 、 $v_w = 3.0 \times 10^{-29} \text{m}^3$ 、 $r_p = 6.4 \times 10^{-7} \text{m}$ である。この推定から、過冷却による項は、界面効果による項と比べて7桁以上も大きく、界面の効果は間隙水では無視できると考えられる。つぎに、茎中の間隙水の負圧を計算する。析出が起きなくなる臨界条件での間隙水圧 Δp_w は、式 (10) で界面効果は無視して、 $\Delta\mu_w - \Delta\mu(\delta) = 0$ を実現するとき、

$$\Delta p_w \approx - \frac{Q_e \Delta T_i}{T_e} \cdot \frac{1}{v_w} = -1.4 \times 10^5 \text{Pa} \quad (11)$$

になり、これが駆動力になる。

4.3 氷晶析出を律速する因子

氷の侵入が阻止され、それに伴って水移動の駆動力が発生する。しかし、氷晶の析出は無制限な水の供給によって起こるものでなく、成長速度はある値を持つことが考えられる。図8の野外観測と実験結果から、式 (1) のような氷晶析出速度と ΔT_a との関係は、そのことを暗示している。そこで、この式を支配している因子を検討した。茎の表面温度が T_i 、茎から離れた冷却温度が T_a として、氷晶析出に伴う潜熱が T_i と T_a の差によって

注1) ここで扱う間隙水や水膜の化学ポテンシャルは、水の凍結を考慮したもので過冷却度の項を含む。一般に土壌物理学などで扱う化学ポテンシャルとこの点で異なる。土壌物理学で扱う間隙水の圧力は、式 (6) の右辺第2項の Δp_w で表される。

排出されると考える。氷の析出面積を ϕ (m^2) とすると、熱収支の式は、

$$V_h \phi \frac{Q_c}{v_i} = \chi(T_i - T_a) = \chi(\Delta T_a - \Delta T_i) \quad (12)$$

となる。ここで、 χ ($\text{J s}^{-1} \text{K}^{-1}$) は水の熱伝導係数である。もし、熱伝導係数が氷晶析出によって変化せず一定と仮定できるならば、式 (12) と $\Delta p_i \approx 0$ とした式 (9) とから ΔT_i を消去して、

$$V_h = \frac{Q_c}{T_e} \left[\frac{v_w d}{v_i k} + \frac{Q_c^2 \phi}{T_e v_i \chi} \right]^{-1} \Delta T_a - \left[\frac{v_w d}{v_i k} + \frac{Q_c^2 \phi}{T_e v_i \chi} \right]^{-1} \cdot \left[\frac{n A^n \Delta \sigma_{\infty} v_w}{(A + r_p)^{n+1}} - v_w \Delta p_w \right] \quad (13)$$

が得られる。

式 (1) と式 (13) とを比較するとき、式 (1) の傾きは律速係数を構成する多孔構造の透水係数や、潜熱の排出過程に関わる氷の熱伝導係数に依存することを示している。析出速度は、冷却温度の変化で変動する駆動力と、通路の動水抵抗などの抑制効果とのバランスによって決まるといえる。また、右辺の第 2 項も縦軸の切片として透水係数や孔の大きさなどに依存することを示している。しかし、式 (1) の横軸の切片は、氷晶析出の開始となる過冷却が破れるきっかけを与える、茎の水核活性^{注2)}機能の関与が影響すると思われる。この機能は、 0°C に近い活性の大きいもので活性温度 -2.1°C が示されている (鈴木ら, 2012)。また、これより温度の高いものも確認されている (未発表) が、本来活性温度が示す ΔT_a のより小さい範囲では析出は起こらない。以上のことを踏まえると、析出速度は、 ΔT_a の下限では吸水時の茎の透水係数、氷の熱伝導係数および水核活性温度などに律速されると考えられる。

一方、上限では ΔT_a が 4.6K であったことから、一部不揃いの大きいピットが氷の茎内部への侵入を許し、過冷却水を凍結させて水の供給が断たれたことが予想される。もっとも、これより ΔT_a が大きい範囲でも析出が起こることも確認されてい

る (未発表)。場合によって、ピットの大きさが揃っていれば、氷の茎内部への侵入を阻止して、 ΔT_a のより大きい範囲まで氷晶析出を起こすことも考えられる。

5. まとめ

シモバシラによる氷晶析出現象は、茎の木部に分布するピットが多孔構造を形成し、その構造が表面にある氷の木部内部への侵入を阻止することによって起こると考えられる。シモバシラは、野外では土壤水を根系から吸水した。これに対して、根系を除去した実験では茎が容器から直接吸水して氷晶を析出したことから、析出は根系が吸水に直接関与しなく、茎の構造に由来して起こることが示された。ピットの大きさから、氷～水界面での過冷却度を試算すると 0.11K となった。界面では、間隙水圧が $-1.4 \times 10^5 \text{Pa}$ に達する。これが駆動力となり、土壤水が根系や茎内部を経て木部表面まで移動して凍結し、氷晶が連続して長く析出すると考えられる。木部内部へ氷が侵入しても、放射柔組織や導管の壁面にあるピットが、同様の役割をして氷晶の析出を継続するとみられる。析出速度は、冷却温度の変化で変動する駆動力と、通路の動水抵抗などの抑制効果とのバランスによって決まることが説明される。析出は、冷却度下限では茎内通路の動水抵抗、氷の熱伝導係数や水核活性温度などが影響し、上限ではピットからの氷侵入によって茎内部の水が凍結し、水の供給が断たれて停止すると考えられる。

植物がつくる氷の作品は学問的にも興味をそえられるが、植物にとってどのような目的でこうした現象を起こすのか謎であり、益々ロマンが広がる。

謝 辞

本研究の遂行にあたり、多くの方々のご支援、ご指導を賜った。写真家 齋藤義範氏には、シモバシラの氷晶への感動と研究を始めるきっかけを与えていただいた。帯広畜産大学卒業生の大前謙友君と藤原瑞穂君には野外観測と室内実験にご尽力を、同大学 北村延夫教授には電子顕微鏡写真撮影、紺野康夫教授には植物生態のご指導をいただいた。シモバシラの貴重な資料をご提供いただ

注2) $-2 \sim -3^\circ\text{C}$ の比較的高い温度で過冷却状態にある水を凍結させる、氷晶核としての働きをもつ菌や物質のその活発さをいう。

いた樋口敬二博士初め、河村俊行博士、亀田貴雄博士、宮本 淳博士、石本敬志博士、対馬勝年博士ほか多くの学会員から研究遂行への叱咤激励をいただいた。また、カナダ・サスカチュワン大学 Karen Tanino 教授、岩手大学松嶋卯月准教授、広島大学小澤 久准教授には有益なご助言をいただいた。心より感謝を申し上げます。

なお、本研究には、平成 24・25 年度文部科学省科学研究費助成事業(課題番号 24658207, 代表者: 武田一夫)の一部を使用しました。

文 献

- Higuchi, K., Muguruma, J., 1958 : Etching of ice crystals by the use of plastic replica film. *J. of the Faculty of Sci., Hokkaido Univ. Series 7, Geophysics*, **1** (2), 81-91.
- Hillefors, A., 1976 : *Needle ice on dead and rotten branches. Weather*, **31**, 163-168.
- 井上 勤監修, 1998 : 新版 顕微鏡観察シリーズ 2, 植物の顕微鏡観察 (地人書館), 245 pp.
- Ishikawa, M., H. Ide, S.W. Price, Y. Arata, 2004 : NMR Micro-imaging for visualizing freezing behavior in plant tissues. *Cryobiology and Cryotechnology*, **50**, 21-31.
- Jackson, K.A., R.D., Uhlmann, B. Chalmers, 1966 : Frost heave in soils, *J. Applied Physics*, **37**, 848-852.
- 地盤工学会 土の試験実習書編集委員会 編, 2003 : 土質試験 基本と手引き (第一回改訂版) ((社) 地盤工学会), 251 pp.
- 木村和義・田中丸重美, 1988 : シモバシラ (シソ科植物) の着氷観察. *農業気象*, **44**, 127-130.
- Kuroda, T., 1985 : Theoretical study of frost heaving-Kinetic process at water layer between ice lens and soil particles. *Ground Freezing, Vol.1 : Proc. 4th Int. Symp. (S. Kinoshita and M. Fukuda, Eds., Balkema, Rotterdam)*, 39-45.
- 黒田登志雄, 1986 : 凍上現象の理論 : アイスレンズと土粒子の間の水膜近傍で起こるカイネティック過程. *低温科学, 物理篇*, **44**, 183-189.
- Kuroda, T., Lacmann, R., 1982 : Growth kinetics of ice from the vapor phase and its growth forms. *J. Crystal Growth* **56**, 189-205.
- Laucks, M., B. Swanson, S. Gulicck, 1993 : Ice flower. *J. Glaciol.*, **39**, Front cover photograph.
- 牧野富太郎, 1982 : 原色牧野植物図鑑, 東京, 北隆館, 906 pp.
- 牧野富太郎, 1983 : 原色牧野植物図鑑 (続編), 東京, 北隆館, 538 pp.
- 水谷 仁編, 2012 : 氷のつくる不思議な世界. ニュートン, **32**, 1, 94.
- Murata, T., T. Miyase, F. Yoshizaki, 2012 : Hyaluronidase Inhibitors from *Keiskea japonica*. *Chem. Pharm. Bull.*, **60**, 1, 121-128.
- 名古屋市東山植物園, 2003 : 16 圭介の名が学名に付く植物. 伊藤圭介の生涯とその業績 (名古屋市東山植物園, 名古屋), 40 pp.
- 日本雪氷学会 監修, 2005 : 11 凍土・凍上. 雪と氷の事典 (朝倉書店, 東京), 405-442.
- 大前謙友・武田一夫, 2005 : シモバシラから析出する氷層の温度環境. 2005 年度日本雪氷学会全国大会講演予稿集, 157.
- Ozawa, H., 1997 : Thermodynamics of frost heaving : A thermodynamic proposition for dynamic phenomena. *Physical Review E*, **56**, 3, 2811-2816.
- Ozawa, H., S. Kinoshita, 1989 : Segregate ice growth on a microporous filter. *J. Colloid and Interface Sci.*, **132**, 113-124.
- Rudall Paula (訳: 鈴木三男・田川裕美), 1997 : 植物解剖学入門—植物体の構造とその形成—. (株) 八坂書房 (東京), pp.197.
- 厚川政稔, 2006 : シモバシラによる霜柱形成におけるいくつかの新知見. 東京学芸大学紀要自然科学系, **58**, 151-161.
- 厚川政稔, 2007 : シモバシラによる霜柱形成と木部のできる二次的な水の通路. 東京学芸大学紀要自然科学系, **59**, 55-59.
- 酒井 昭, 1982 : 植物の耐寒性と寒冷適応 冬の生理・生態学. 東京, 学術出版センター, 469 pp.
- 酒井 昭, 2003 : 植物の耐寒戦略. 札幌, 北海道大学図書刊行会, 226 pp.
- 杉本 勲, 1988 : 伊藤圭介. 人物叢書 (吉川弘文館, 東京), 263 pp.
- 鈴木 綾・武田一夫・Tanino, K., 2012 : シソ科植物「シモバシラ」による氷核活性機能. 雪氷研究大会 (2012. 福山) 講演要旨集, 230.
- 高橋隆平・木村和義, 1990 : 霜の花を咲かせる植物—シモバシラとランタナ (七変化) —. 遺伝, **44**, 11, 51-52.
- Takeda, K., 1992 : Experimental study on ice segregation during soil freezing. *Physics and Chemistry of Ice (N. Maeno and T. Hondoh, eds., Hokkaido University Press, Sapporo)*, 370-387.
- 武田一夫, 2005 : 雪氷写真館 45, 茎から氷を成長させる草本植物「シモバシラ」. 雪氷, **67**, 3, i-ii.
- 田丸隼也・石川 守・宮崎 真, 2011 : シモバシラの氷花形成現象への内部構造変化の影響. 雪氷研究大会 (2011. 長岡) 講演要旨集, 154.

Physical approach to mechanism of ice segregation
by *Keiskea japonica* Miq., Lamiaceae

Kazuo TAKEDA¹

¹ *Obihiro University of Agriculture and Veterinary Medicine,
Nishi 2-11, Inada-cho, Obihiro-city, Hokkaido, 080-8555*

Abstract: In order to clarify the physical mechanism of ice segregation phenomenon by *Keiskea japonica* Miq., Lamiaceae, field observations and laboratory experiments were conducted. While the plant segregates many thin ice sheets radially from the xylem surface sucking soil water through alive roots and stem in the field, it makes the same things sucking water through the only alive or dead stems without roots in the laboratory. As a result, it was verified that the stem structure makes the phenomenon, regardless of the existence of roots and the alive or dead stems. According to the electron microscopic analysis, xylem consists of various porous structures; pits having about 1 μ m in size distribute on the xylem surface, xylem ray parenchyma and vessel. Calculating the degree of super cooling, it can be explained that small pits play a role as a barrier to interrupt the ice intrusion into the xylem, so that the temperature of water layer facing to growing ice decreases due to super cooling which causes to decrease the pore water pressure -1.4×10^5 Pa as a driving force to move water continuously from the inside of xylem to the surface. Moreover, it seems that the phenomenon occurs in the region less than the linear relationship between cooling degree (the difference between 0°C and the air temperature surrounding stems) and the growth rate of ice, which depends upon the hydraulic conductivity of xylem, the thermal conductivity of ice, active temperature for nucleation and so on.

(2012年6月5日受付, 2012年12月17日改稿受付, 2013年6月11日最終改稿受付,
2013年6月11日受理, 討論期限2014年1月15日)