

総 説

[木材学会誌 Vol. 55, No. 3, p. 119-128 (2009)]

広葉樹材における管状要素間壁孔の構造と機能*1

佐野雄三*2

Structure and Function of Intertracheary Pits in Hardwood*1

Yuzou SANO*2

Recent studies on the structure and function of intertracheary pits in hardwoods were reviewed. It is shown that the basic structure of intervessel pit membranes is more complicated than has been acknowledged previously. Physiological studies gave new insights into the regulation mechanisms of water flow by intervessel pit membranes. New findings are also reported regarding the fine structure of interfiber pit membranes and vessel to fiber pitting, and their association with water flow in xylem become a subject of tree physiological studies.

Keywords: pit, intervessel pit, interfiber pit, pit membrane, hardwood.

広葉樹材の管状要素間壁孔の構造と機能に関する研究の現状について概説した。道管相互壁孔に関しては、壁孔壁が従来考えられているよりも多様で複雑な構造をもつことが明らかにされ、壁孔壁マトリックスによる通水の制御などについて新たな研究の展開が見られる。木部繊維間壁孔や道管・木部繊維間壁孔についても、細胞壁における存否や分布、あるいは壁孔壁の微細構造に関して、従来考えられていなかったような知見が得られており、季節的に見られる水分流動と関連づけた生理学的な研究も始まっている。

1. はじめに

壁孔の構造は、生立木における通水の制御に深く関係するうえ、木材を利用する場合においても液体の流動浸透性に大きな影響を及ぼす¹⁾。そのため、樹木生理学や木材科学の関連分野において、基本構造や液体流動との関連に関する多くの研究が行われてきた。また、壁孔の形状や配列、あるいはベスチャーのような壁孔に付随する特異な構造物の存否や形状は、木材の樹種識別をおこなう際に有力な拠り所になる場合があるため、木材組織学の分野において解剖学的特徴を記載する際の重要項目になっている²⁻⁶⁾。このような木材の一般解剖学的記載も含め

ると、木材の壁孔に関する知見は膨大である。

壁孔の微細構造と機能の研究は、1950年代に電子顕微鏡が開発されて細胞壁構造の研究に導入され、その後様々な顕微鏡技法が考案されるのに伴って、大きく進展した。とりわけ針葉樹の仮道管間の壁孔の基本構造や形成の仕組み、壁孔閉塞などの二次的な変化について理解を深めることができた。その一方で、広葉樹の壁孔の微細構造や機能については知見が乏しく、植物解剖学や木材科学に関する最近の教科書でも、満身に記載されてはいない⁷⁻¹⁰⁾。

近年、樹木の水分生理学的見地から広葉樹の道管相互壁孔および針葉樹の仮道管間壁孔の構造と機能に関する研究が進んでおり、その成果について総説や単行本もまとめられている^{11,12)}。また、1960~70年代の電子顕微鏡的研究では詳しい研究が行われていなかった広葉樹の木部繊維間壁孔や道管・木部繊維間壁孔の構造についても、最近になって新知見が得られ、立木材内での水の動態との関連について論

*1 Received October 30, 2008 ; accepted November 27, 2008.

*2 北海道大学大学院農学研究院 Graduate School of Agriculture, Hokkaido University, Sapporo 060-8589, Japan

じ始められている。本稿では、これら広葉樹材の管状要素間壁孔の構造や機能に関する研究の現状を、その歴史的経緯にも触れながら整理してみたい。

2. 道管相互壁孔

2.1 基本構造

2.1.1 壁孔壁の微細構造

道管相互間の壁孔壁の微細構造については、ブナ科やマメ科、シナノキ科、モクマオウ科の樹種を対象とした電子顕微鏡の開発後間もない頃の研究で、細胞間層を両細胞の一次壁が挟んだ構成になっており、トールスとマルゴの区別がなく、均質なシート状を呈し、表面には電子顕微鏡的に視認できる空隙はないという一致した結果が得られた¹³⁻¹⁶。このうち南米産のマメ科4属5種についての報告では、細胞間層がさらに幾つかの薄層から構成される可能性があることにも言及している¹⁶。その後、ユリノキ、カエデ属の道管相互壁孔では、壁孔壁に電子顕微鏡的に空隙が見られること^{17, 18}、ジンチョウゲ属、モクセイ属、ニレ属、エノキ属の一部では通水要素間の壁孔壁にトールスが存在すること^{19, 20}が1980年前半までに報告された。

近年の走査電子顕微鏡 (SEM) や原子間力顕微鏡 (AFM) による研究では、トネリコ属や *Sapium* 属の樹種の壁孔壁が少なくとも3層 (細胞間層と両細胞の一次壁) から構成されることが確認されている^{21, 22}。このうち日本産4種についてのSEMによる研究では、イタヤカエデ、オノエヤナギ、シラカンバの壁孔壁は明瞭な細胞間層を欠き、二つの一次

壁のみからなることが示されている²²。このような2層タイプの壁孔壁は、TEMにより超薄切片の断面構造を調べた既往の研究でははっきり示されていなかったが、細胞間層が厚くなっている複合道管のコーナー部近くの壁孔対を観察すると明瞭に認められる (Fig. 1A)。このような2層構造の壁孔壁の縁辺近くでは、マイクロフィブリル (MF) が疎で開口幅が数十~百 nm に達する小孔が存在する小領域がよく見られる (Fig. 1B)^{22, 23}。また、こうした層構造について詳しく言及していないが、熱帯アフリカ東岸に生育する耐塩性の高いマングローブ樹木2種では道管相互間の壁孔壁の厚さが300 nm および370 nm で、密な構造をもつことが超薄切片のTEM観察により示されている²⁴。

トールス・マルゴの区別のある壁孔壁に関して、上述の通り1980年代前半までに報告されて以降、Duteらによる一連の研究²⁵⁻³²により、このタイプの壁孔壁の材内での現れ方、微細構造、形成過程、化学成分について詳しいことが明らかにされるとともに、ガンピ属や *Planera* 属にも見られることが明らかにされている。ニレ科におけるトールスの現れ方について構造分類学的見地から詳しく調べた最近の研究では、トールスをもつ壁孔壁は環孔材に限って現れ、たとえ同じ属でも散孔材には見られないこと、トールスをもつ壁孔壁が現れる環孔材でも、孔圏の大道管には見られず、孔圏外の小道管群 (道管状仮道管を含む) に現れることが明らかにされている³³。また、バラ科29属35種について管状要素の壁孔壁について調べた研究で、北米特産の *Cercocarpus*

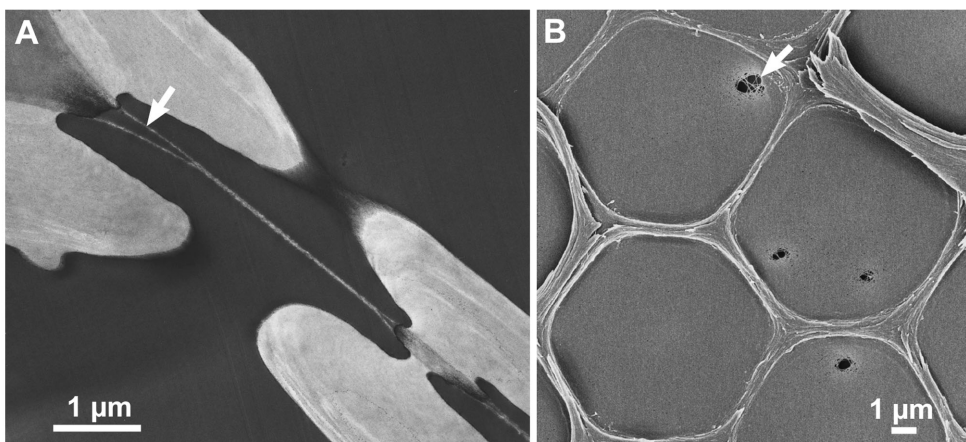


Fig. 1. Transmission (A) and scanning (B) electron micrographs of intervessel pits. A: Pits with two layered pit membrane (arrow). Ezoyamazakura (*Prunus sargentii*). B: Pit membranes with small areas where microfibrils are sparsely deposited near their periphery (arrow). Itayakaede (*Acer mono*).

属にトールス・マルゴの区別のある壁孔壁が現れることが報告され、道管相互間の壁孔壁にトールスをもつという特徴が非共有派生形質であることが裏付けられている³⁴⁾。

最近、細胞壁上の単位壁孔あたりの透水率やキャビテーションによる通水障害の制御メカニズムの比較から、トールスとマルゴから構成される壁孔壁を備える有縁壁孔対で仮道管間を接続する針葉樹材の通水システムは、シート状の壁孔壁を備える壁孔対で道管間を接続する道管ネットワークによる広葉樹材一般（有孔材）の通水システムよりもすぐれているという見解が導かれている³⁵⁾。トールスとマルゴからなる道管相互間の壁孔壁が、比較構造機能学的にどのように位置づけられるのか、興味深い問題である。

2.1.2 ベスチャード壁孔

ベスチャード壁孔については、微細構造を含めて、近年までの関連する知見を網羅した総説がまとめられている^{5, 6, 36)}。また、世界の様々な気候区に産する計6428属11843種に関する文献調査から、ベスチャード壁孔は熱帯季節林や砂漠で出現頻度が高く（約50%）、形状も複雑なものがよく見られるのに対して、緯度や標高が高く寒い地域ほど出現頻度が低くなり、形状も単純なものが多くなる傾向があることが報告されている³⁷⁾。ベスチャード壁孔の突起物の化学組成に関して、ヘミセルロースとリグニン様の物質の両方または一方から構成されるとされていたが^{5, 6)}、ユーカリ類2種についての最近の組織化学的研究では、両方を含むという結果が得られている³⁸⁾。

2.2 二次的な構造変化および被覆物の堆積

心材形成の際、道管相互間の壁孔壁にはリグニン様の物質が沈着・堆積する³⁹⁾。同様な現象は、針葉樹の仮道管間の壁孔壁でも古くから認められてきた⁴⁰⁾。このような心材形成に伴う変化のほかにも、形成完了後の壁孔壁に生じる二次的な構造変化が報告されている。

北米のホワイトアッシュ (*Fraxinus americana*) 辺材部の道管相互間の壁孔壁では、被覆物が秋に堆積し、翌春には消失するという季節的な現象が報告されている⁴¹⁾。また、同じ論文の中で、この現象はナラ類では見られないことも記されている。同様な道管相互壁孔における季節変化は、同じトネリコ属のヤチダモでも確認されている⁴²⁾。これらのことから、休眠期に道管相互壁孔の壁孔壁に被覆物が堆積する現象は、おそらく季節性の明瞭な地域に生育する特定の種類群に限って見られる現象であること、少な

くともトネリコ属には共通することが示唆される。この被覆物の化学的性質や生理的な機能は不明であり、今後の研究が必要である。

北米の *Populus tremuloides* では、辺材の外層よりも内層の方がキャビテーションを起こしやすく、これに一致するように辺材の外層よりも内層の方が道管相互間の壁孔壁に微視的な破壊が多く見られることが報告されている⁴³⁾。ヤマナラシ属やトチノキ属の木部では、道管においてキャビテーションと水の再充填が繰り返されるうちにキャビテーションが起こりやすくなることが後に示されたが、その要因として *P. tremuloides* で見られるような道管相互間の壁孔壁の経年的な劣化が挙げられている⁴⁴⁾。

2.3 壁孔の機能解析

2.3.1 壁孔壁によるキャビテーションの制御

水ストレスに起因するキャビテーションが道管相互壁孔によりどのように制御されているのかについて、研究が進んでいる。これら一連の研究の嚆矢は、Zimmermann⁴⁵⁾ による air-seeding モデルの提唱にある。Zimmermann は遺著となった“Xylem structure and the ascent of sap”において、このモデルのほかにも今日の樹木水分生理学上の研究課題のシーズを提供している⁴⁵⁾。この本は2002年に改訂版が刊行され⁴⁶⁾、2007年には本学会の会員により邦訳版も上梓されている⁴⁷⁾。

air-seeding とは、水で満たされ通水している道管と気体で満たされ通水機能を失った道管が道管相互壁孔を介して隣接している場合、どのようなメカニズムで通水している道管へ気体が侵入してキャビテーションによる通水障害が通水系内を拡大していくのか、逆に言うとどのようなメカニズムで通水している道管への気体の侵入が防がれているのかを説明するモデルである。微細空隙を含む隔壁を介して、一方には液体が存在し、もう一方には気体が存在する場合、液体が存在する側へ気体を侵入させるのに必要な圧力差 (ΔP ; MPa) は、以下の式に従う^{12, 45)}。

$$\Delta P = \frac{4\tau \cos \theta}{D} \quad (1)$$

ここで、 τ は液体の表面張力 (20℃で0.072 N m⁻¹)、 D は微細空隙の直径 (μm)、 θ は隔壁表面における液体の接触角である。辺材外層において機能している通水要素間の壁孔壁は未木化で、表面は親水性が高いと考えられるため θ は0°と仮定され、一般に $\cos \theta$ は省略される。空隙径については、このような微細な領域では表面張力の作用が支配的に強いいため、微細な空洞は球形になろうとする。壁孔壁の

空洞は近似的にMFにより区切られた多角形と見なされるので、この場合の空隙径は空隙を通過し得る最大の円球の直径と考えられる⁴⁸⁾。このモデルによれば、壁孔壁面に存在する最大の空隙において、メニスカス径が空隙径を下回るまでに圧力差が大きくなると、気体で満たされた道管から水で満たされた道管へと気泡が侵入する。その後、仮に気泡が侵入した道管内に負圧が作用しなければ、表面張力により気泡は圧縮されて内部の気体はいずれ溶解するが、道管内には蒸散により強い負圧が作用し続けるため、気泡は成長し、やがて道管内は水蒸気で充填されるに到る (Fig. 2)⁴⁵⁾。

air-seeding モデルの提唱以降、この問題について実験的に検討した研究例が報告されている。茎片の透水係数から推計した ΔP と直接的あるいは間接的方法で求めた壁孔壁の小孔径との関係について解析した報告では、 ΔP の違いは壁孔壁の小孔径の違いにより説明でき、air-seeding モデルは妥当であると結論している⁴⁹⁻⁵¹⁾。また、広葉樹の道管ネットワーク系よりも単純な死細胞で構成される貯水組織をもつミズゴケ (*Sphagnum* spp.) を使った同様な研究でも、同じく肯定的な結果が得られている⁵²⁾。これら1990年代までの研究により air-seeding は受け入れられたかに見えたが、近年になって間接的に求めた ΔP から推計した壁孔壁の小孔径の方が、SEMにより直接的に実測した壁孔壁の小孔径よりもはるかに

大きかったという結果が報告され⁵³⁾、air-seeding の際に道管相互間の壁孔壁で起こる現象について議論が再燃している。pit aspiration により壁孔壁が引き伸ばされた際に一時的に大きくなった空隙から air-seeding が進行する可能性⁵⁴⁾、pit aspiration に耐えられず引き裂かれた壁孔壁の開口部から air-seeding が進行する可能性⁴⁸⁾ も論じられているが、air-seeding を引き起こす壁孔壁の最大級の小孔は、多くの壁孔対が密集する道管相互間の壁面の中で稀にしか存在しないため、直接的方法で目にする確率が小さいことが、推計値と実測値の違いの原因として有力視されている^{12, 22, 54)}。

2.3.2 壁孔壁のマトリックス成分による通水の制御

近年、樹液に含まれるカチオンの存否に応じて可逆的に透水性が上昇・低下する現象と壁孔壁マトリックスとの関わりが注目を集め、これに関連した研究が活発に行われている。塩化カリウムなどの溶存成分の存在により、純水の場合に比べて材片の透水性が可逆的に上昇することは以前から知られていた⁴⁵⁾。近年、van Ieperen ら⁵⁵⁾ はこの現象について詳しく調べ、塩化カリウムによる透水性の変化は、道管相互壁孔ではなく、木部の通水系の内腔表面に原因があって起こるのではないかと結論した。これに対して、Zwieniecki ら⁵⁶⁾ は、先端を極細に加工したガラス管を材の木口面から道管内腔に挿入し、単一道管レベルで透水性を測定するという独自に考案した方法⁵⁷⁾ を用いて、道管相互壁孔が密集する単一の壁面により隔てられた二つの道管間において水に含まれる溶質を変えた場合に透水性がどのような変化を示すかをモニターする実験をおこなった。その結果、道管相互壁孔によって隔てられたサンプルでは透水性の変化が生じるのに対して、道管相互壁孔を含まない単一道管に液を通した場合には、水から塩化カリウム水溶液に変えても透水性の変化が生じなかったことから、透水性変化の原因は道管相互壁孔にあり、そのメカニズムはおそらく壁孔壁のバクチンがカチオンの存否に応じてヒドロゲル状に収縮・膨張し、壁孔壁の微細空隙サイズを制御しているためであろうという見解を示した。

この発表以降、この現象に関する研究報告が多く見られる。Boyce ら⁵⁸⁾ は、ヒカゲノカズラ類から真正双子葉群にいたる広範な分類群から選んだ50種あまりの植物について通水要素間の壁孔壁の木化とカチオンによる透水性向上の程度との関係解析から、Zwieniecki らの見解を肯定している。これに対して、マングローブ樹木で見られるカチオンによる透水性

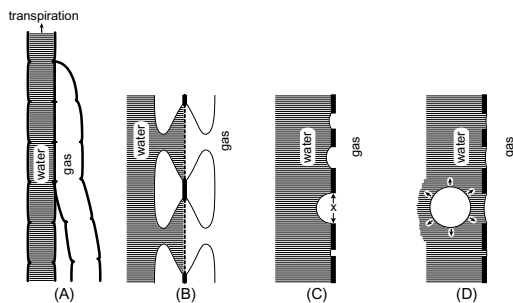


Fig. 2. Mechanisms of "air-seeding" proposed by Zimmermann⁴⁵⁾. A: A water-filled (functioning) vessel and a gas-filled (dysfunctional) vessel that are partitioned by intervessel pit pairs. B: An enlargement of intervessel pit pairs that separate functioning and dysfunctional vessels. C: Just before air-seeding. Gas is pulled into water-filled vessel, but the meniscus is not small enough to pass through the largest pore (x) in the pit membranes. D: Immediately after air-seeding. The air bubble grows due to evaporation at the air-water interface because negative pressure continues to generate by transpiration.

の向上はマトリックス多糖のヒドロゲル挙動のみからは説明が難しいという見解⁵⁹⁾やインタクトな植物体内でこの現象が実際にどれだけ通水に影響を及ぼしているのか疑問視する向きもある⁶⁰⁾。この問題については、しばらく賑やかな議論が続きそうである。

2.3.3 通水系における壁孔の通水抵抗

道管は近似的に円管と見なされるため、旧来よりその内部における液体の流れやすさ（あるいは流れにくさ）はハーゲン・ポアズイユの法則に従っていると考えられてきた⁴⁵⁾。そして、単一の道管の透水率（あるいは通水抵抗）が、この法則通りにほぼ道管径により決まることは実験的にも確認されている^{57, 61)}。最近では、道管ネットワーク系において水の流れやすさに影響するもう一つの大きな要素である道管相互壁孔が、どの程度水の流れにくさに寄与しているのかを透水抵抗（透水係数の逆数、単位は $\text{MPa} \cdot \text{s} \cdot \text{m}^{-4}$ ）の計測に基づいて定量的に検討した解析例が報告されている。道管を含む木部片全体の通水抵抗 (R_c) を円管の細さに由来する流れにくさ (R_{lum}) と道管相互壁孔に由来する流れにくさ (R_{pit}) の和であると仮定し、 R_c から実測した道管径に基づいて求めた R_{lum} を引くことにより、多くの広葉樹について R_{pit} を求めた Sperry らの一連の研究⁶²⁻⁶⁴⁾では、道管径における水の流れにくさに対する道管相互壁孔の寄与は平均でおよそ50%程度で、大きく逸脱する樹種はなく、管孔性や分類群による違いは見られないという結果が得られている。これに対して、単一の道管の透水性を直接測定する方法⁵⁷⁾により温帯産広葉樹2種の孔圏道管について直接的に調べた研究では、いずれも R_{pit} が80%を超え、道管相互壁孔の方が大きな通水抵抗を生じているという結果が得られている⁶⁵⁾。

3. 木部繊維間壁孔

3.1 木部繊維の定義に関連する壁孔縁の形状

木部繊維の壁孔の形状は木部繊維のタイプ分けの指標にされ、一般には単壁孔をもつものを真正木繊維、有縁壁孔をもつものを繊維状仮道管と定義されていた^{66, 67)}。しかし、壁孔縁の発達程度の違いは連続的であるため、中間的な特徴をもつ木部繊維について解剖学的特徴を記載する場合に混乱が絶えなかった。1980年代には、壁孔径が $3 \mu\text{m}$ 以上の木部繊維を繊維状仮道管、壁孔径がそれ未満の木部繊維を真正木繊維に分けるのがよいという提案およびその是非について論争があったが⁶⁸⁻⁷¹⁾、専門家によるコンセンサスが得られずに終わっている²⁾。近年にも、

壁孔縁の壁孔室側壁面が膨らんでいる壁孔を漏斗型 (funnel-shaped) 壁孔とし、このタイプの壁孔をもつ木部繊維を真正木繊維と呼び、反対に同細胞壁面が平らな凹んでいる壁孔を備える木部繊維を繊維状仮道管と呼ぶことで両タイプの木部繊維を区別すべきという提案と論争が見られる⁷²⁻⁷⁴⁾。

3.2 壁孔壁の微細構造

3.2.1 無道管間広葉樹材（無孔材）仮道管間の壁孔壁

無孔材の仮道管間の壁孔壁は針葉樹材の仮道管間の壁孔壁と広葉樹材一般の道管相互間の壁孔壁のどちらに近い構造をもつのかについては、木材の比較解剖学上の関心事であった。電子顕微鏡が導入されて間もない頃のレプリカ法による TEM 観察の研究では、ヤマグルマの仮道管間の壁孔壁は、トールスマルゴの区別がなく、電子顕微鏡的に視認できる小孔のない均質なシート状の構造であるという結果が得られている¹⁴⁾。その後、原始的被子植物に類する *Pseudowintera* 属の樹種では、SEM で認め得る小孔を全域に含む均質なシート状であることが示され⁷⁵⁾、*Tetracentron* 属では仮道管の側壁と末端近くの壁面では壁孔の形状に違いがあるが、その違いに対応するように側壁に比べて末端近くの方が仮道管間の壁孔壁が空隙に富み疎な網状を呈する⁷⁶⁾ ことが示されている。近年の分子系統解析により最も原始的な被子植物に位置づけられたアンボレラ (*Amborella trichopoda*) については、細胞末端部の壁孔壁が欠如した管状要素が頻出するという報告⁷⁷⁾がある一方で、粗密の程度は様々であるがシート状ないし網状の壁孔壁が常に存在するという報告^{76, 78)}がある。アンボレラとヤマグルマのほか、原始的被子植物に類する無孔材3種について仮道管間の壁孔壁の空隙構造と透水性の関係を調べた最近の研究では、トールスマルゴの区別のある壁孔壁や壁孔壁が欠如している例は見られず、仮道管間の壁孔壁はいずれも均質なシート状を呈し、とくにヤマグルマと *Pseudowintera* 属では2層タイプの道管相互間の壁孔壁によく見られた MF の粗な小領域が頻出することが示されている (Fig. 3)⁷⁹⁾。

3.2.2 特殊化の進んだ木部繊維間の壁孔壁

真正木繊維間および繊維状仮道管間の壁孔壁の微細構造に関しては、研究例が少ない。おそらく、これら木部繊維の機能は樹体の支持であって、材中における液体流動への寄与が小さい⁸⁰⁾と考えられているためであろう。1990年代までの報告を見ると、ブナとキリについての報告では道管相互壁孔の壁孔壁と同様に均一なシート状の構造をもつと報告され

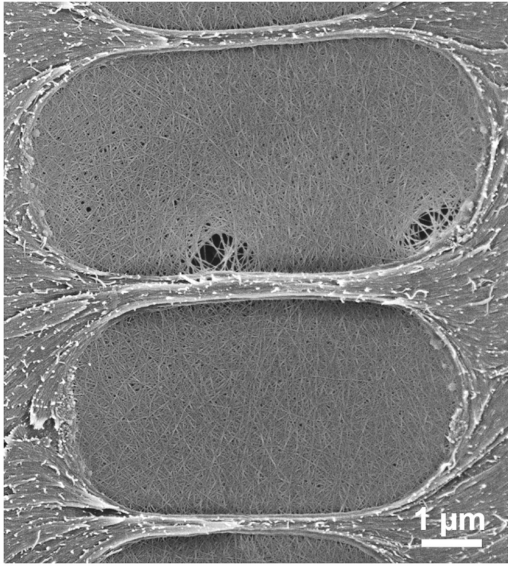


Fig. 3. Scanning electron micrograph of pit membranes between tracheids (non-specialized fibers) of vessel-less wood. Yamaguruma (*Trochodendron aralioides*).

ているのに対して^{81, 82)}, *Carya* 属の樹種とヤチダモでは木部繊維間の壁孔対の中に壁孔壁がほぼ完全に欠如したものが見られることが示されている^{39, 83)}。最近の研究では、後者のような不完全な壁孔壁は、イタヤカエデやシナノキ、シラカンバ、ヤナギ類、*Acacia mangium* など、壁孔縁が発達せず、小径の壁孔をもつ特殊化の進んだ木部繊維間壁孔にふつ

に見られ、特殊なものではないことが明らかになりつつある (Figs. 4A, B)^{84, 85)}。

材組織における水の分布・状態を低温 SEM で季節別に調べた研究により、木部繊維間壁孔にそのような中央部が欠如した壁孔壁が見られるヤチダモ、シラカンバ、オノエヤナギでは、木部繊維は形成を完了すると一斉に内腔が脱水されることが示されている^{86, 87)}。特殊化の進んだ木部繊維間の不完全な壁孔壁は、そのような分化完了時に生じる脱水とともに、形成を終えた木部細胞において自己分解した原形質中の養分や有機物、アミノ酸を効率的に回収・再利用するための有効な経路として機能していることが考えられる。また、心材物質の移動経路^{85, 88)}、あるいは多湿心材や水食い材への水の流動経路としても機能していることが考えられる。

3.2.3 特異な肥厚

一部の分類群の繊維状仮道管や道管状仮道管の有縁壁孔において、トールスと似て非なる特異な肥厚、突起、あるいは表面堆積物状の構造が存在することが報告されている。この構造の存在は、バラ科のサクラ属とナシ属の樹種において電子顕微鏡的に初めて明らかにされた⁸⁹⁾。それ以前にもユキノシタ科のスグリ属の樹種で同様な構造が見出されていたが、この場合は分化中にだけ現れ、形成完了時に消失する⁹⁰⁾。続いて、モクセイ科のトウネズミモチ (*Ligustrum lucidum*) の周囲仮道管間の壁孔にも同様な構造が認められ⁹¹⁾、ナシ属とナナカマド属で形成過程に関して詳しいことが報告された⁹²⁻⁹⁴⁾。近年にも、バラ科、ツツジ科、グミ科、クロウメモドキ科

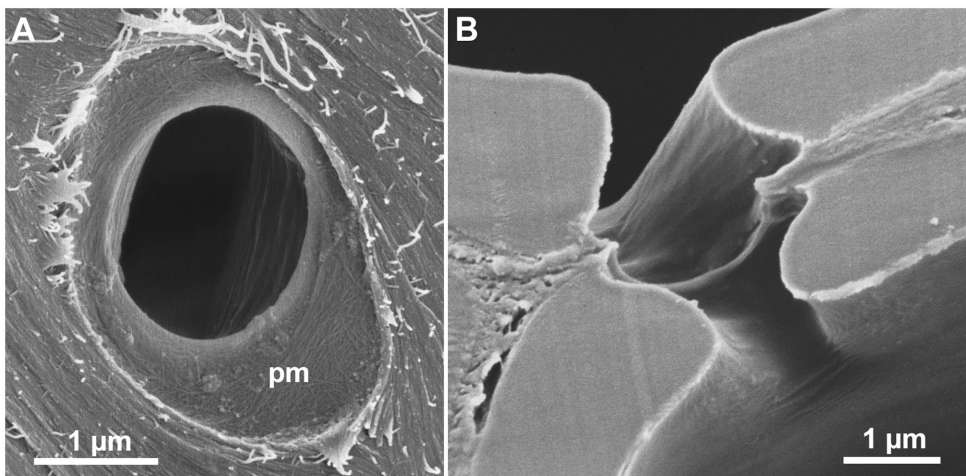


Fig. 4. Scanning electron micrographs of perforated pit membrane between specialized fibers with minutely bordered pits. Itayakaede (*Acer mono*). A: A surface view. B: A sectional view. pm, pit membrane.

の多くの樹種(群)で同様な構造が見られることが新たに記録されている^{34,95)}。

この特異な構造物に関するこれまでの知見をまとめると、壁孔壁上の部分的な盛り上がりから、壁孔壁の縁辺より張り出した庇状ないし舌状を呈するものまで、形態は変化に富み、一つの壁孔壁上に2つ現れることもある (Fig. 5A)。偶発的に壁孔壁の中央に現れることはあるが (Fig. 5A)、一般には中央からずれて存在し、pit aspiration を起こしても孔口を閉塞できないことから、トールスとは機能も異なると見なされている。また、トールスよりもかなり厚く、壁孔壁との間に隙間が生じていることが多い (Fig. 5B)。木部繊維が柔細胞と接して壁孔対を形成する場合、柔細胞側には認められず、道管要素と接する場合には道管要素側に見られることもあれば、見られないこともある。当初は padlike thickening, cap などと記されてきたが、最近では pseudotorus と称することが提案されている。その機能については、細胞壁形成の終期に自己分解酵素から壁孔壁を保護する可能性などが論じられているが、よく分かっておらず、今後の課題である。

4. 道管・木部繊維間壁孔

道管・木部繊維間の共通壁における壁孔の存否、分布、形状については、情報が少ない。植物解剖学や木材科学の教科書では、あいまいに記述しているが、触れていないのが現況である⁷⁻¹⁰⁾。7科8種に

ついて道管・木部繊維間の共通壁における壁孔の存否と構造を調べた最近の研究では、壁孔縁が明瞭で大径の壁孔を備えた周囲仮道管や典型的な繊維状仮道管と道管との間には壁孔対がふつうに見られるのに対して、壁孔縁が未発達で小径の壁孔を備え、特殊化の進んだ真正木繊維と道管との間には壁孔対が見られないという結果が得られている⁹⁶⁾。さらに、壁孔対を形成しない樹種を詳しく見ていくと、道管壁側に盲壁孔を形成する樹種 (Fig. 6)、木部繊維側に盲壁孔を形成する樹種、壁孔を全く形成しない樹種に分けられることが示されている⁹⁶⁾。また、周囲仮道管が発達するコナラ属やユーカリ属の樹種では、道管・周囲仮道管間の壁孔壁は、周囲仮道管間の壁孔壁よりも密な構造をもつという一致した結果が得られている⁹⁶⁻⁹⁸⁾。道管・木部繊維間における壁孔の構造については、メープルシロップの原料となるカエデの出液メカニズムと関連づけた研究結果も報告されており⁹⁹⁾、今後の展開が期待される。

5. おわりに

広葉樹材の壁孔の構造と機能については、道管相互壁孔ばかりでなく、これまであまり研究の対象にされてこなかった木部繊維の壁孔に関しても、新たな知見が得られつつある。また、本稿ではほとんど触れなかったが、針葉樹材の仮道管間の有縁壁孔対や木本シダ類、単子葉類、作物についても同様な研究が進展しており、壁孔の形成過程についても新た

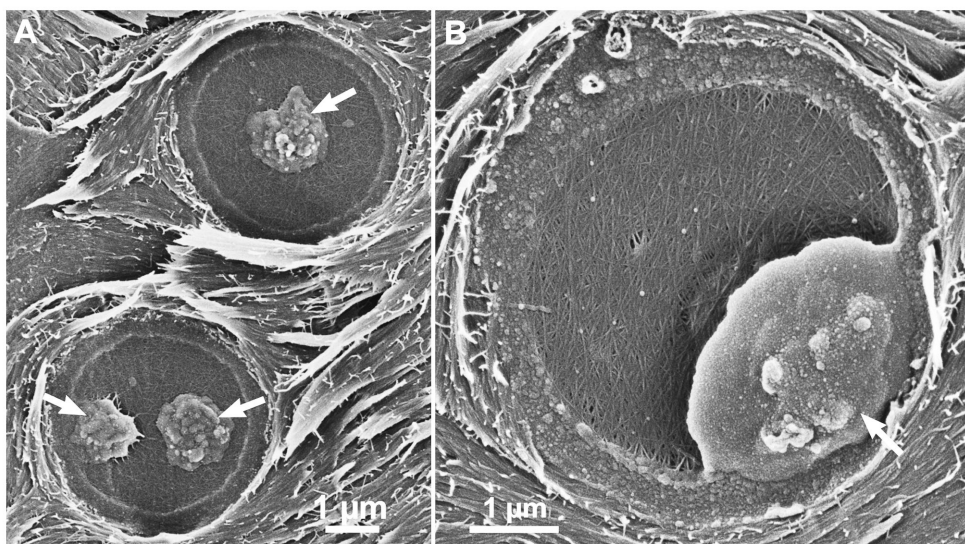


Fig. 5. Scanning electron micrographs of interfiber pits with various pseudotori (arrows) in Yamabuki (*Kerria japonica*) (A) and Ezoyamazakura (*Prunus sargentii*) (B).

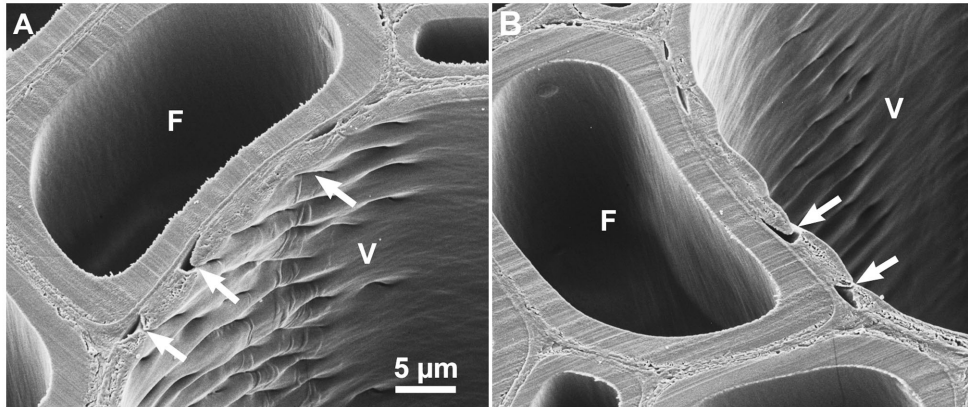


Fig. 6. Scanning electron micrographs of a common wall between a vessel element and wood fibers, viewed from vessel-side (A) and fiber-side (B). Blind pits (arrows) are present in vessel walls. Shirakanba (*Betula platyphylla* var. *japonica*). F, wood fiber; V, vessel element.

な知見が得られている。こうした問題に関心を持ち、さらに詳しく知りたい人のために、本稿が手引きの一つとなれば幸甚である。

謝 辞

これまで筆者の壁孔に関する研究を支援し本稿の執筆を勧めてくださった船田良氏、植物の構造分類学的内容について教示してくれたSteven Jansen氏に感謝する。なお、本稿の取りまとめにあたり、科学研究費補助金 (no. 20580171) の助成を受けた。

文 献

- 1) Siau, J. F. : "Transport processes in wood", Springer-Verlag, Berlin, Germany, 1984, pp. 35-63.
- 2) IAWA Committee : *IAWA Bull. new series* **10** (3), 219-332 (1989).
- 3) IAWA Committee : *IAWA J.* **25** (1), 1-70 (2004).
- 4) Butterfield, B. G., Meylan, B. A. : "Three-dimensional structure of wood, an ultrastructural approach", Chapman and Hall, London, U.K., 1980, pp. 1-103.
- 5) 大谷 諄 : 木材学会誌 **40**(12), 1275-1283 (1994).
- 6) Ohtani, J. : "Wood micromorphology", Hokkaido Univ. Press, Sapporo, Japan, 2000, pp. 1-196.
- 7) Dickison, W. C. : "Integrative plant anatomy", Academic Press, San Diego, CA, U.S.A., 2000, pp. 14-33, 272-286.
- 8) 佐野雄三 : "木質の形成", 福島和彦, 船田 良, 杉山淳司, 高部圭司, 梅澤俊明, 山本浩之編, 海青社, 大津, 2003, pp. 68-75.
- 9) Evert, R. F. : "Esau's plant anatomy (3rd ed.)", John Wiley & Sons, Hoboken, NJ, U.S.A., 2006, pp. 74-76, 255-290.
- 10) Bowyer, J. L., Shmusky, R., Haygreen, J. G. : "Forest Products and Wood Science-An Introduction (5th ed.)", Blackwell Publishing, Ames, IA, U.S.A., 2007, pp. 57-62, 93.
- 11) Holbrook, N. M., Zwieniecki, M. A. : "Vascular transport in plants", Holbrook, N. M., Zwieniecki, M. A. eds., Elsevier Academic Press, San Diego, CA, U.S.A., 2005, pp. 537-545.
- 12) Choat, B., Cobb, A. R., Jansen, S. : *New Phytol.* **177** (3), 608-626 (2008).
- 13) Côté, W. A. Jr. : *For. Prod. J.* **8** (10), 296-301 (1958).
- 14) 原田 浩, 宮崎幸男, 若島妙子 : 林業試験場研究報告 No. 104, 1-115 (1958).
- 15) Schmid, R. : "Cellular ultrastructure of woody plants", Côté, W. A. ed., Syracuse Univ. Press, New York, U.S.A., 1965, pp. 291-304.
- 16) Schmid, R., Machado, R. D. : *Protoplasma* **66** (1-2), 185-204 (1968).
- 17) Bonner, L. D., Thomas, R. J. : *Wood Sci. Technol.* **6** (3), 196-203 (1972).
- 18) Wheeler, E. A. : *Wood Fiber* **14** (1), 43-53 (1982).
- 19) Ohtani, J., Ishida, S. : *Mokuzai Gakkaishi* **24** (9), 673-675 (1978).
- 20) Wheeler, E. A. : *IAWA Bull. new series* **4** (2-3), 79-88 (1983).
- 21) Pesacreta, T. C., Groom, L. H., Rials, T. G. : *IAWA J.* **26** (4), 397-426 (2005).

- 22) Sano, Y. : *Am. J. Bot.* **92**(7), 1077-1084 (2005).
- 23) Sano, Y. : *IAWA J.* **25**(2), 129-140 (2004).
- 24) Schmitz, N., Jansen, S., Verheyden, A., Kairo, J. G., Beeckman, H., Koedam, N. : *Ann. Bot.* **100**(2), 271-281 (2007).
- 25) Dute, R. R., Rushing, A. E. : *IAWA Bull. new series* **8**(3), 237-244 (1987).
- 26) Dute, R. R., Rushing, A. E. : *IAWA Bull. new series* **9**(1), 41-51 (1988).
- 27) Dute, R. R., Rushing, A. E. : *IAWA Bull. new series* **11**(1), 71-83 (1990).
- 28) Dute, R. R., Rushing, A. E., Perry, J. W. : *IAWA Bull. new series* **11**(4), 401-412 (1990).
- 29) Dute, R. R., Rushing, A. E., Freeman, J. D. : *IAWA Bull. new series* **13**(1), 113-123 (1992).
- 30) Dute, R. R., Freeman, J. D., Henning, F., Barnard, L. D. : *IAWA J.* **17**(2), 161-181 (1996).
- 31) Coleman, C. E., Prather, B. L., Valente, R. R., Dute, R. R., Miller, M. E. : *IAWA J.* **25**(4), 435-447 (2004).
- 32) Dute, R. R., Martin, A. L., Jansen, S. : *J. Alabama Acad. Sci.* **75**(1), 14-26 (2004).
- 33) Jansen, S., Choat, B., Vinckier, S., Lens, F., Schols, P., Smets, E. : *New Phytol.* **163**(1), 51-59 (2004).
- 34) Jansen, S., Sano, Y., Choat, B., Rabaey, D., Lens, F., Dute, R. R. : *Am. J. Bot.* **94**(4), 503-514 (2007).
- 35) Pittermann, J., Sperry, J. S., Hacke, U. G., Wheeler, J. K., Sikkema, E. H. : *Science* **310**(5756), 1924 (2005).
- 36) Jansen, S., Smets, E., Baas, P. : *IAWA J.* **19**(4), 347-382 (1998).
- 37) Jansen, S., Baas, P., Gasson, P., Lens, F., Smets, E. : *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* **101**(23), 8833-8837 (2004).
- 38) Watanabe, Y., Sano, Y., Asada, T., Funada, R. : *IAWA J.* **27**(1), 33-43 (2006).
- 39) Sano, Y., Fukazawa, K. : *IAWA J.* **15**(3), 283-291 (1994).
- 40) 例えば Sano, Y., Nakada, R. : *IAWA J.* **19**(3), 285-299 (1998).
- 41) Wheeler, E. A. : *IAWA Bull. new series* **2**(4), 169-174 (1981).
- 42) Sano, Y., Utsumi, Y., Ohtani, J. : *IAWA J.* **19**(4), 477 (1998).
- 43) Sperry, J., Perry, A. H., Sullivan, E. M. : *J. Exp. Bot.* **42**(244), 1399-1406 (1991).
- 44) Hacke, U. G., Stiller, V., Sperry, J. S., Pittermann, J., McCulloh, K. A. : *Plant Physiol.* **125**(2), 779-786 (2001).
- 45) Zimmermann, M. H. : “Xylem structure and the ascent of sap”, Springer-verlag, Berlin, Germany, 1983, pp. 44-47.
- 46) Tyree, M. T., Zimmermann, M. H. : “Xylem structure and the ascent of sap (2nd ed)”, Springer-Verlag, Berlin, Germany, 2002, pp. 1-283.
- 47) 内海泰弘, 古賀信也, 梅林利弘 (訳) : “植物の木部構造と水移動様式”, シュプリンガー・ジャパン, 東京, 2007, pp. 1-283.
- 48) Sperry, J., Hacke, U. G. : *Am. J. Bot.* **91**(3), 369-385 (2004).
- 49) Crombie, D. S., Hipkins, M. F., Milburn, J. A. : *Aust. J. Plant Physiol.* **12**(5), 445-453 (1985).
- 50) Sperry, J., Tyree, M. L. : *Plant Physiol.* **88**(3), 581-587 (1988).
- 51) Jarbeau, J. A., Ewers, F. W., Davis, S. D. : *Plant Cell Environ.* **18**(2), 189-196 (1995).
- 52) Lewis, A. M. : *Plant Physiol.* **87**(3), 577-582 (1988).
- 53) Choat, B., Ball, M., Luly, J., Holtum, J. : *Plant Physiol.* **131**(1), 41-48 (2003).
- 54) Choat, B., Jansen, S., Zwieniecki, M. S., Smets, E., Holbrook, N. M. : *J. Exp. Bot.* **55**(402), 1569-1575 (2004).
- 55) van Ieperen, W., van Meeteren, U., van Gelder, H. : *J. Exp. Bot.* **51**(345), 769-776 (2000).
- 56) Zwieniecki, M. A., Melcher, P. J., Holbrook, N. M. : *Science* **291**(5506), 1059-1062 (2001).
- 57) Zwieniecki, M. A., Melcher, P. J., Holbrook, N. M. : *J. Exp. Bot.* **52**(355), 257-264 (2001).
- 58) Boyce, C. K., Zwieniecki, M. A., Cody, G. D., Jacobsen, C., Wirrick, S., Knoll, A. H., Holbrook, N. M. : *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* **101**(50), 17555-17558 (2004).
- 59) López-Portilo, J., Ewers, F., Angeles, G. : *Plant Cell Environ.* **28**(10), 1285-1292 (2005).
- 60) van Ieperen, W. : *Trends Plant Sci.* **12**(4), 137-142 (2007).
- 61) Schulte, P., Gibson, A. C., Nobel, P. S. : *Ann. Bot.* **64**(2), 171-178 (1989).
- 62) Sperry, J., Hacke, U. G., Wheeler, J. K. : *Plant Cell Environ.* **28**(4), 456-465 (2005).
- 63) Wheeler, J. K., Sperry, J., Hacke, U. G., Hoang, N. : *Plant Cell Environ.* **28**(6), 800-812 (2005).
- 64) Hacke, U. G., Sperry, J. S., Wheeler, J. K., Castro, L. : *Tree Physiol.* **26**(6), 689-701 (2006).

- 65) Choat, B., Brodie, T. W., Cobb, A. R., Zwieniecki, W. S., Holbrook, N. M. : *Am. J. Bot.* **93**(7), 993-1000 (2006).
- 66) IAWA Committee on nomenclature : "Multilingual glossary of terms used in wood anatomy", Verlagsanstalt Buchdruckerei Konkordia, Winterthur, Switzerland, 1964, pp. 31-32.
- 67) 日本木材学会 : 木材学会誌 **21**(9), A1-A21 (1975).
- 68) Baas, P. : *IAWA Bull. new series* **6**(2), 83 (1985).
- 69) Carlquist, S. : *IAWA Bull. new series* **7**(1), 75-81 (1986).
- 70) Baas, P. : *IAWA Bull. new series* **7**(1), 82-86 (1986).
- 71) Carlquist, S. : *IAWA Bull. new series* **7**(2), 168-170 (1986).
- 72) Magendans, J. F. C. : *Wageningen Agric. Univ. Papers* No. 99-2, 6-30 (1999).
- 73) Baas, P., Magendans, J. F. C. : *IAWA J.* **20**(4), 456-459 (1999).
- 74) Magendans, J. F. C. : *IAWA J.* **21**(1), 128 (2000).
- 75) Meylan, B. A., Butterfield, B. G. : *IAWA Bull. new series* **3**(3-4), 167-175 (1982).
- 76) Carlquist, S., Schneider, E. L. : *Am. J. Bot.* **89**(2), 185-195 (2002).
- 77) Feild, T. S., Zwieniecki, M. A., Brodribb, T., Jaffré, T., Donoghue, M. J., Holbrook, N. M. : *Int. J. Plant Sci.* **161**(5), 705-712 (2000).
- 78) Carlquist, S., Schneider, E. L. : *Pacific Sci.* **55**(3), 305-312 (2001).
- 79) Hacke, U. G., Sperry, J. S., Feild, T. S., Sano, Y., Sikkema, E. H., Pittermann, J. : *Int. J. Plant Sci.* **168**(8), 1113-1126 (2007).
- 80) Carlquist, S. : "Comparative wood anatomy (2nd ed.)", Springer-Verlag, Berlin, Germany, 2001, pp. 107-134.
- 81) Harada, H. : *Mokuzai Gakkaishi* **8**(5), 252-259 (1963).
- 82) Yang, K. : *Wood Fiber Sci.* **18**(1), 118-126 (1986).
- 83) Thomas, R. J. : *Wood Fiber* **7**(4), 256-263 (1976).
- 84) Sano, Y., Jansen, S. : *Ann. Bot.* **97**(6), 1045-1053 (2006).
- 85) Zhang, C., Abe, H., Sano, Y., Fujiwara, T., Fujita, M., Takabe, K. : *IAWA J.* **29**(1), 37-48 (2009).
- 86) Utsumi, Y., Sano, Y., Fujikawa, S., Ohtani, J. : *IAWA J.* **17**(2), 113-124 (1996).
- 87) Utsumi, Y., Sano, Y., Fujikawa, S., Funada, R., Ohtani, J. : *Plant Physiol.* **117**(4), 1463-1471 (1998).
- 88) Zhang, C., Fujita, M., Takabe, K. : *Holzforsch.* **58**(5), 495-500 (2004).
- 89) Parameswaran, N., Liese, W. : *IAWA Bull. new series* **2**(2), 89-93 (1981).
- 90) Parameswaran, N., Liese, W. : *Wood Fiber* **5**(1), 76-79 (1973).
- 91) Parameswaran, N., Gomes, A. V. : *IAWA Bull. new series* **2**(4), 179-185 (1981).
- 92) Barnett, J. R. : *IAWA Bull. new series* **8**(2), 134-142 (1987).
- 93) Barnett, J. R. : *Ann. Bot.* **59**(3), 269-279 (1987).
- 94) Lachaud, S., Maurousset, L. : *Protoplasma* **191**(3-4), 220-226 (1996).
- 95) Rabaey, D., Lens, F., Smets E., Jansen, S. : *Ann. Bot.* **98**(5), 943-951 (2006).
- 96) Sano, Y., Ohta, T., Jansen, S. : *IAWA J.* **28**(1), 1-13 (2008).
- 97) Wheeler, E. A., Thomas, R. J. : *Wood Fiber* **13**(3), 169-181 (1981).
- 98) Singh, A., Dawson, B., Franich, R., Cowan, F., Warnes, J. : *Holzforsch.* **53**(4), 341-346 (1999).
- 99) Cirelli, D., Jagels, R., Tyree, M. : *Tree Physiol.* **28**(8), 1145-1155 (2008).