

研究・活動紹介

重力ストレス応答から読み解く樹木のかたち

相蘇 春菜（静岡県立農林環境専門職大学 生産環境経営学部）

I. はじめに

卒業論文という形で研究活動を始めてから10年を迎えた。この間、著者は、樹木をめぐる様々なストレスの中から、「樹木の重力ストレス応答」を研究テーマとして選択し、主に木材組織学の観点から解明を試みてきた。

多くの人々がイメージする樹木は、空に向かって真っすぐに幹を伸ばし、枝を横方向に展開するすがたであるだろう。樹木は何年にもわたりそのすがたを維持しているのである。一体、樹木はどのように傾斜した枝や幹を支えているのだろうか。

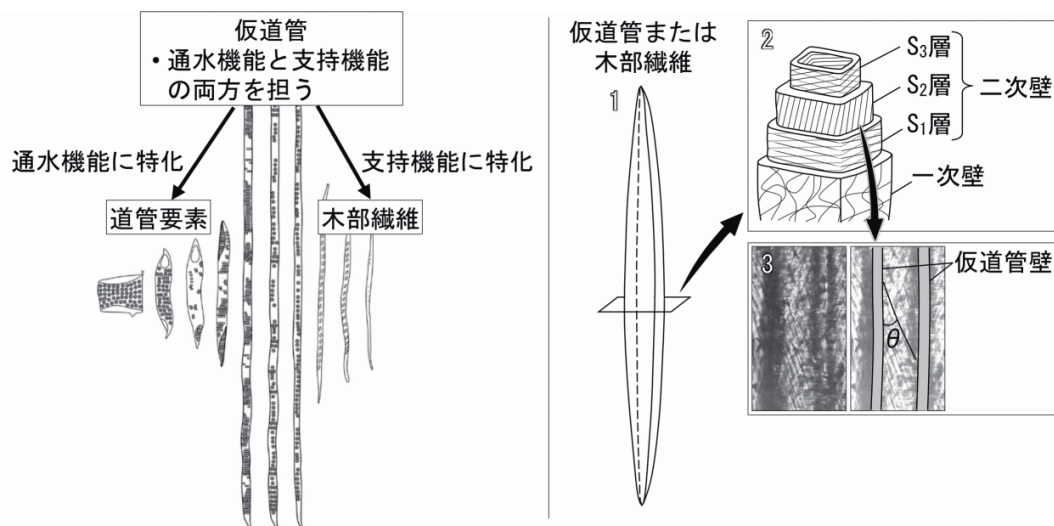
本稿では、著者の研究活動の大黒柱である、「樹木の重力ストレス応答」について、基本的な樹体の仕組みを含めて紹介する。研究者として未熟な著者であるが、本稿を通じて、樹木と重力をめぐる不思議と面白さが少しでも伝われば幸いである。

II. 樹体を構成する細胞

私たちが樹木と呼ぶ植物、すなわち木本植物には、裸子植物樹木の針葉樹と被子植物樹木の広葉樹とが存在するという事実は、多くの人々が知ることだろう。植物の系統進化において、裸子植物のあとに被子植物が現れたと考えられている。

樹体を構成する細胞は、植物の進化と対応するように、針葉樹から広葉樹に分化してきたと考えられている¹⁾。針葉樹の樹体は、その大部分が仮道管 (tracheid) で構成され、樹体の支持機能と通水機能の両方を担う。一方、広葉樹の樹体は、支持機能は木部繊維 (wood fiber) が、通水機能は道管要素 (vessel element) が果たしており、機能が分業化している (第1図)¹⁾。

細胞の種類は異なるが、支持機能を担う仮道管と木部繊維における細胞壁の構造には共通点がある。両者の細胞壁は、細胞の表層に形成される一



第1図 Bailey trendに基づく樹体を構成する細胞の分化(左)と支持機能を担う細胞の細胞壁構造のモデル図(右)

Bailey trendでは、中央の仮道管が支持機能を担う木部繊維と通水機能を担う道管要素へ変化したと考えられている(左)。図はEvert¹⁾を引用・改変した。

仮道管と木部繊維は軸方向に細長い紡錘形で(右図1)、一次壁と二次壁から成る(右図2)。細胞長軸に対するセルロースマイクロフィブリルの傾斜角度の違いから、二次壁はS₁、S₂、S₃層に分かれる(右図2)。二次壁のうち、S₂層マイクロフィブリル傾角(右図3の θ)は各種木材性質に影響する。

注) 右図2の実線と点線は細胞の外側から観察したセルロースマイクロフィブリルの配向を示す。壁孔と移行層は省略した。右図3はヨウ素法により処理したカラマツ仮道管の縦断面を内腔から撮影したものである。右図2とマイクロフィブリルの配向が逆になることに注意。

次壁 (primary wall) と、細胞内腔にむかってラメラ状に堆積する二次壁 (secondary wall) とで構成される。特に、二次壁は細胞壁の骨格と呼ばれるセルロースマイクロフィブリルの配向によってS1層、S2層、S3層の3層に分類される (第1図)^{1), 2)}。仮道管と木部繊維の二次壁壁層構造は、二次壁の英語表記の頭文字を用いて、「S1+S2+S3」と表されるが、実際は、S2層が二次壁の約80%を占める。このことから、樹体の強度特性の発揮には、細胞壁の実質量に加えて、S2層のマイクロフィブリルの配向 (S2層マイクロフィブリル傾角, MFA) が大きく影響する^{1), 2)}。

Ⅲ. 樹木の重力ストレス応答とは

1. あて材の形成

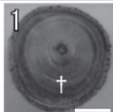
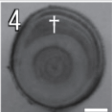
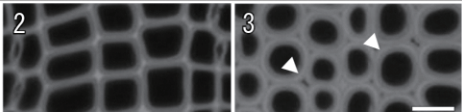
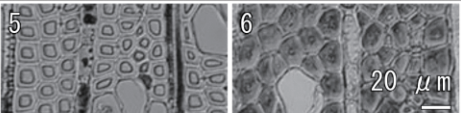
針葉樹から広葉樹への進化は、結果として構成細胞の機能分化をもたらした。興味深いことに、樹木が示す重力ストレス応答として知られる、特異な性質を持つ二次木部 (いわゆる木材と呼ばれる部分)、すなわち「あて材 (reaction wood)」の形成もまた、細胞の機能分化に対応するように針葉樹と広葉樹とで異なる²⁾。

針葉樹が形成するあて材は、圧縮あて材 (compression wood) と呼ばれている^{2), 3)}。この名称は、針葉樹のあて材部において、大きな圧縮応力が生じることに由来する^{2), 3)}。圧縮あて材は針葉樹の傾斜した幹や枝の下側に形成される。傾斜した幹や枝を、圧縮あて材が下から支えているようなイメージである。また、圧縮あて材部は暗褐色を呈する場合が多いため、肉眼でも比較的容易にその存在を確認できる (第2図)。

あて材形成の目的は樹体の支持機能の強化であるので、圧縮あて材の仮道管は、支持機能に特化した仕様となる (第2図)。例えば、圧縮あて材部の仮道管は、通常の二次木部 (正常材という) の仮道管と比較して、丸みを帯び、肥厚した細胞壁の断面を呈する。また、仮道管細胞壁のS2層では、MFAの増加と、S2 (L) 層と呼ばれる、リグニンに富む層の形成が認められる。そして、仮道管の壁層構造は「S1+S2 (S2 (L) 含む)」となり、S3層は形成されないといった特徴が認められる。

針葉樹とは対照的に、広葉樹のあて材は、その部位で大きな引張応力が生じることに由来して、引張あて材 (tension wood) と呼ばれる^{2), 3)}。引張あて材は、傾斜した幹や枝の上側に形成される (第2図)。名称の通り、引張あて材は、傾斜した幹や枝にロープをくくりつけて引っ張り上げるイメージで樹体を支えている。

多くの広葉樹では、引張あて材形成に伴い、樹体支持機能を担う木部繊維の形態等が変化する (第2図)。引張あて材特徴として最もよく知られているのは、木部繊維におけるG層の形成である。G層の 'G' は 'gelatinous' に由来するが、その主な構成要素は、高度に結晶化したセルロースマイクロフィブリルである。従って、化学成分の変化としてはセルロース量が増加する。また、G層MFAは細胞長軸に対してほぼ平行になる。G層は、木部繊維の二次壁最内層に形成されるが、壁層構造は「S1+G」、「S1+S2+G」、「S1+S2+S3+G」のいずれかをとる。どの層構造をとるかは樹種で異なる。さらに、引張あて材では、通水機能を担

形成するあて材	圧縮あて材 (ゴヨウマツ, <i>Pinus parviflora</i>)	引張あて材 (カツラ, <i>Cercidiphyllum japonicum</i>)
形成位置	 <ul style="list-style-type: none"> 針葉樹の傾斜下側に形成 暗褐色を呈する 	 <ul style="list-style-type: none"> 広葉樹の傾斜上側に形成 <p>Bars = 1 cm</p>
細胞形態の変化 (針葉樹: 蛍光顕微鏡写真) (広葉樹: 塩化亜鉛ヨウ素 処理後の光学顕微鏡写真)		 <p>20 μm</p>

第2図 針葉樹と広葉樹あて材の特徴

針葉樹では、圧縮あて材(1の+)が形成されると、正常材(2)と比較して、細胞壁が肥厚・円形化し、S₂(L)層が形成された仮道管が認められる(3の矢頭)。引張あて材部(4の+)の木部繊維のG層は、塩化亜鉛ヨウ素により検出できる。この処理では、正常材(5)の木部繊維は呈色しないが、引張あて材部の木部繊維細胞壁は紫色を呈する(6)。図は文献^{2), 26), 27)}を引用・改変した。

う道管要素の形態の変化も認められる。多くの樹種において、道管の小径化や、横断面における単位面積あたりの道管数の減少が報告されている²⁾。

2. 広葉樹あて材の多様性

前述の内容から、樹木の重力ストレス応答は、「針葉樹＝圧縮あて材を形成」、「広葉樹＝引張あて材を形成」といった、イコールの関係と理解できるかもしれない。しかし、樹木の重力ストレス応答は私たちの想像以上にバラエティに富んでいる。このことは、特に広葉樹において顕著であり、多数の研究例がある。現在のところ、先に紹介したあて材に該当しないもの（本稿では「特異的なあて材」という）には、少なくとも2つのタイプが存在するようである。

一つ目は、「G層は形成しないがその他の特徴は引張あて材の特徴と一致する」タイプである。基本的には引張あて材に類似した特徴を持つことから、我々のグループでは、‘tension-wood-like-reaction wood’と呼んでいる⁴⁾。このタイプのあて材に関する詳細は、既報⁴⁾⁷⁾を参考されたい。二つ目は、「広葉樹であるが、傾斜下側にあて材を形成し、その組織学的・化学的特徴が圧縮あて材に類似する」タイプである。先の特異的なあて材に倣い、我々はこれを‘compression-wood-like-reaction wood’と呼んでいる⁸⁾。このタイプはごく一部の広葉樹でしか認められておらず、例えばツゲ属種 (*Buxus* spp.) が知られている⁹⁾¹¹⁾。

3. 広葉樹の特異的なあて材

(1) クチナシ属種のあて材

少なくとも1949年には、「圧縮あて材類似の特異的なあて材」を形成し得る種として、ツゲ属種とクチナシ属種が報告されていた⁹⁾。その後、ツゲ属種のあて材については、詳細な特徴が報告されたが¹⁰⁾¹¹⁾、クチナシ属種については2011年時点で報告はなく、あて材形成の多様性の理解に向けて、温帯地域に生育するクチナシ (*Gardenia jasminoides*) と熱帯地域に生育するクチナシ属種 (*Gardenia* sp.) のあて材を著者らが調査した⁸⁾¹²⁾。

実験の結果、両樹種ともに木部繊維にG層は認められなかった。また、各種解剖学的特徴について、正常材と傾斜個体の上側および下側の3部位

間で比較したところ、傾斜下側の木部繊維において、ツゲ属種のあて材で報告された木部繊維や針葉樹の圧縮あて材の仮道管に類似する特徴、すなわち、S2層MFAの増加、S3層の未形成、リグニン濃度の増加、が認められた。これらのことから、クチナシ属種は、針葉樹類似の特異的なあて材、すなわち‘compression-wood-like-reaction wood’を形成する種と結論付けた。

クチナシ属種のあて材の特徴から、広葉樹であっても‘compression-wood-like-reaction wood’を形成するものが複数の属に存在することが明白になった。また、樹木の進化と形成するあて材の特徴の対応性に関して、クチナシ属のあて材だけでは、両者の対応性の理解には不十分であった。系統進化とあて材の特徴の多様性との関係を検討するために、著者は植物の進化と内部形態の分化の両方の点において「原始的」と評される無道管広葉樹に注目した。

(2) 無道管広葉樹のあて材

広葉樹の樹体の主たる構成要素は、木繊維と道管要素であると述べたが、広葉樹には、道管要素を持たず、仮道管で樹体が主に構成される、無道管広葉樹と呼ばれる種が存在する¹⁾。従って、無道管広葉樹では、仮道管が支持機能と通水機能を担うと考えられている。無道管広葉樹は、Bailey trendと呼ばれる樹木の細胞形態の進化仮説において、針葉樹と広葉樹の中間に位置すると考えられてきた¹⁴⁾。見た目は広葉樹で中身は針葉樹の無道管広葉樹は、どのようなあて材を形成するのか。

無道管広葉樹のうち、著者らが行った、センリヨウ (*Sarcandra glabra*) とスイセイジュ (*Tetracentron sinense*) のあて材調査から得られた結果を紹介する。

センリヨウは、その外観から本種が木本植物で、かつ無道管広葉樹であることは広く知られていないかもしれない。あて材については、著者の実験により、センリヨウ仮道管では、G層の形成、壁層構造の変化、仮道管形態の変化のいずれも認められなかった。しかし、傾斜試料の下側において、比較的大きな圧縮の解放ひずみの発生と、仮道管S2層MFAが大きくなる傾向、そして仮道管壁におけるリグニン濃度の増加が認められた。この結

第1表 無道管広葉樹の組織学的・化学的特徴とあてのタイプの比較

樹種	センリョウ 15), 21)	<i>P. colorata</i> 19), 20), 22)	<i>Drimys</i> spp. 18), 22)	スイセイジュ 4)	ヤマグルマ 16), 17), 21)
支持機能を担う細胞	仮道管	仮道管	仮道管	仮道管	仮道管
仮道管壁のリグニン	G>S	G>S	G>S	G<S	G<S
あて材形成位置	傾斜下側	傾斜下側	?	傾斜上側	傾斜上側
リグニン量の変化	増加	増加	?	減少	減少
仮道管MFAの変化	増加	増加	?	減少	減少
あてのタイプ	‘CW-like’	‘CW-like’	?	‘TW-like’	引張あて材

注) G, グアイアシルリグニン; S, シリングルリグニン; ‘CW-like’, ‘compression-wood like’ ; ‘TW-like’, ‘tension-wood like’。表は文献^{26), 27)}を引用・改変した。

果は、前述のツゲ属種やクチナシ属種のあて材の特徴と一致しており、このことから、センリョウは針葉樹類似の‘compression-wood-like-reaction wood’を形成する種と結論付けた¹⁵⁾。

スイセイジュは、APG分類¹³⁾において、ヤマグルマ目ヤマグルマ科スイセイジュ属に分類される。ヤマグルマも無道管広葉樹であるが、本種は引張あて材を形成することが分かっている^{16), 17)}。実験の結果、ヤマグルマと異なり、スイセイジュは、傾斜試料の仮道管壁にG層の形成は認められなかった。しかし、傾斜上側の仮道管壁においてS3層が形成されず、さらにS2層MFAが非常に小さい値を示した（細胞長軸に対して平行に近くなった）。また、仮道管壁のリグニン濃度は、傾斜上側で減少するという結果が得られた。以上のことから、スイセイジュあて材は、G層は形成しない引張あて材類似の‘tension-wood-like-reaction wood’であるといえる⁴⁾。

IV. あて材を通じた樹木のかたちの理解

APG分類と二次木部の構造のいずれの視点においても「原始的」と言われる無道管広葉樹であるが、これまでの報告^{4), 15)-20)}を整理すると、無道管広葉樹であっても形成するあて材の特徴は同一でないことが明らかになった。従って、あて材の多様性と樹木の進化は、必ずしも対応する関係になく、広葉樹あて材の多様性を理解するには、系統分類学と構成細胞の機能分化だけでは説明がつかない、ということになる。いったい何が多様なあて材形成に寄与しているのか。著者が見出した可能性を紹介する。

樹木において、支持機能を構成する仮道管と木部繊維の細胞壁は、セルロース、リグニン、ヘミセルロースから構成される。セルロースは、グルコースが β -1, 4結合した直鎖状の高分子化合物であり、先に述べたセルロースマイクロフィブリルを形成する。セルロースマイクロフィブリルは、細胞壁の骨格としての役割を果たしている。リグニンは、フェニルプロパノイド骨格を基本単位とし、これが複雑に結合した網状の高分子の総称である。リグニンは、二次木部において接着剤的な役割を果たしていると考えられている。リグニンは、細胞壁内のセルロースマイクロフィブリル間や細胞同士を粘着するかたちで存在する。ヘミセルロースは、グルコース、キシロース、マンノース等の糖類から構成される多糖類であり、親水性のセルロースと疎水性のリグニンを繋ぐような役割を果たすと考えられている。以上の3つの主要な化学成分のうち、実は、リグニンは、細胞の機能分化と対応性を示すことが知られている。

リグニンは不均一かつ多様な三次元高分子構造となることから²³⁾、未だ解明されていない点が多い。しかし、フェニルプロパノイド骨格のベンゼン環に結合するメトキシル基の数によって、グアイアシルリグニン、シリングルリグニン、*p*-ヒドロキシフェニルリグニンが存在することが分かっている²³⁾。樹木において、通水機能を担う仮道管と道管要素の細胞壁はグアイアシルリグニンが多く、支持機能に特化した木部繊維にはシリングルリグニンが多く存在する傾向が認められる²⁴⁾。²⁵⁾ すなわち、仮道管から構成される針葉樹材ではグアイアシルリグニンが、木部繊維と道管要素

をもつ広葉樹材ではグアイアシルリグニンとシリ
ンギルリグニンの両方が存在することになる。

上述の細胞の機能に応じたりグニンの性質の違
いに注目すると、第1表から、無道管広葉樹では、
仮道管壁に存在するリグニンの性質が樹種で異なる
ことが理解できる。著者が調査したセンリョウ
仮道管のリグニンは、針葉樹の仮道管と同様にグ
アイアシルリグニンから成るが、スイセイジュの
リグニンは、他の広葉樹の木部繊維に類似する。
この傾向は、他の無道管広葉樹においても同様で
あった。すなわち、無道管広葉樹では、支持機能
を担う仮道管壁のリグニンの性質の違い（針葉樹
の仮道管と広葉樹の木部繊維のどちらに類似する
か）が多様なあて材形成に何らかの影響を与えて
いる可能性が見出されたのである。

V. おわりに

本稿では、ミクロな視点で、樹木を内側から紹
介するとともに、重力ストレス応答について紹介
した。現在までに著者らが見出したあて材の特徴
の多様性に関する考察は、重力ストレス応答理解
に少しでも貢献していると思いたいが、あくまで
一部の樹種で得られた傾向に過ぎない。

あて材の理解は、樹木の細胞の機能分化過程を
明らかにするだけでなく、我々の生活の発展（新
規素材の開発など）にも貢献する可能性を秘めて
いる。著者は、樹木や木材の研究は、生み出す産
業である農学と効果的に使う工学の橋渡しの役
割を果たすと考えている。

実験を進めるにあたり、生物材料ならではの課
題を避けて通ることは出来ない。予想に反した結
果が得られることも多い。どうしてこのようなデ
ータなのか、樹木は私たちに深い考察の機会を
与えてくれる。考えることを怠ってはいけないと感
じる日々である。

引用文献

- 1) R. F. Evert RF: Esau's plant anatomy. Wiley, New Jersey, 291-322 (2006)
- 2) 吉澤伸夫 監修：あて材の科学 樹木の重力応答と生存戦略, 海青社, 350 (2016)
- 3) T. E. Timell: Compression wood in gymnosperms I. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, 625 (1986)
- 4) H. Aiso, F. Ishiguri, T. Ohkubo, S. Yokota: IAWA Journal, 37, 372-382 (2016)
- 5) M. Yoshida, H. Ohta, H. Yamamoto, T. Okuyama: Trees, 16, 457-464 (2002)
- 6) T. Hiraiwa, H. Aiso, F. Ishiguri, Y. Takashima, K. Iizuka, S. Yokota: IAWA Journal, 35, 463-475 (2014)
- 7) R. S. Sultana, F. Ishiguri, S. Yokota, K. Iizuka, T. Hiraiwa, N. Yoshizawa: IAWA Journal, 31, 191-202 (2010)
- 8) Y. Wang, J. Gril, B. Clair, K. Minato, J. Sugiyama: Trees, 24, 541-549 (2010)
- 9) H. Aiso, T. Hiraiwa, F. Ishiguri, K. Iizuka, S. Yokota, N. Yoshizawa: IAWA Journal, 34, 263-272 (2013)
- 10) 尾中文彦：木材研究, 1, 1-88 (1949)
- 11) N. Yoshizawa, M. Satoh, S. Yokota, T. Idei: Wood Science and Technology, 27, 1-10 (1993)
- 12) H. Baillères, M. Castan, B. Monties, B. Pollet, C. Lapiere: Phytochemistry, 44, 35-39 (1997)
- 13) H. Aiso, F. Ishiguri, W. T. Istikowati, Y. Hiraoka, S. Yokota: Bulletin of the Utsunomiya University Forests, 57, 23-27 (2021)
- 14) APG IV: Botanical Journal of Linnean Society, 181, 1-20 (2016)
- 15) I. W. Bailey, W. P. Thompson: Annals of Botany, 32, 503-512 (1918)
- 16) H. Aiso, F. Ishiguri, Y. Takashima, K. Iizuka, S. Yokota: IAWA Journal, 35, 116-126 (2014)
- 17) L. L. Kuo-Huang, S. S. Chen, Y. S. Huang, S. J. Chen, Y. I. Hsieh: IAWA Journal, 28, 211-222 (2007)
- 18) T. Hiraiwa, T. Toyozumi, F. Ishiguri, K. Iizuka, S. Yokota, N. Yoshizawa: IAWA Journal, 34, 273-284 (2013)
- 19) L. J. Kučera, W. R. Philipson: New Zealand Journal of Botany, 15, 517-524 (1977)
- 20) L. J. Kučera, W. R. Philipson: American Journal of Botany, 65, 601-607 (1978)
- 21) B. A. Meylan: Wood Science and Technology, 15, 81-92 (1981)
- 22) Z. Jin, S. Shao, K. S. Katsumata, K. Iiyama: Journal of Wood Science, 53, 520-523 (2007)
- 23) T. Shio, T. Higuchi: Wood Research, 63, 1-10 (1978)
- 24) 寺島典二：木材学会誌, 59, 65-80 (2013)
- 25) J. Wu, K. Fukazawa, J. Ohtani: Holzforschung, 46, 181-185 (1992)
- 26) K. Saito, Y. Watanabe, M. Shirakawa, Y. Matsushita, T. Imai, T. Koike, Y. Sano, R. Funada, K. Fukazawa, K. Fukushima: The Plant Journal, 69, 542-552 (2012)
- 27) 相蘇春菜：生物資源, 11, 14-21 (2017)
- 28) 相蘇（眞田）春菜：木材工業, 73, 300-305