総 説

[木材学会誌 Vol. 61, No. 3, p. 131-135 (2015)]

木部における柔細胞の役割, 物質移動と心材形成^{*1}

黒田克史^{*2}

Functions of Parenchyma Cells in Wood ; Material Transport and Heartwood Formation^{*1}

Katsushi KURODA^{*2}

The parenchyma cells in wood survive and keep their physiological activity for a long time, from a few years to several decades, whereas the vessel elements, tracheids, and wood fiber, which function as water conduit or strengthen the stem, die immediately after cell maturation. Parenchyma cells play important roles for the trees' longevity. Functional material transport is necessary for the parenchyma cells to store and recycle the materials for the trees' growth. Also, during heartwood formation, reserve materials convert into heartwood substances and cell death of the parenchyma cells occurs. This text focuses on material transport and heartwood formation, and reviews recent studies as well as presents challenges to future studies of these functions.

Keywords : parenchyma cell, transport, mineral, heartwood, extractives.

樹木の柔細胞は、形成後すぐに原形質を失い死細胞となって通水や樹体支持の機能を担う道管要素、仮道管、木部繊維とは異なり、数年から数十年間原形質を保持し、生理的活動を続ける。柔細胞は樹木が多年にわたり成長を続けるために重要な役割を担っている。たとえば、樹木の成長に重要な物質の貯蔵と再利用のためには、柔細胞は物質を機能的に移動させる必要がある。また、心材の形成過程では、柔細胞内の貯蔵物質は心材物質へ転化され、柔細胞の細胞死が起こる。本稿では、木部における柔細胞の役割として物質移動と心材形成に着目し、最近の研究を紹介しながら今後の課題について述べる。

1. はじめに

樹木を構成する細胞についてこれまで活発に研究がなされ、細胞の形成に関する研究¹⁻⁴⁾や形成された細胞や組織の機能^{5, 6)}について本学会誌の総説として取り上げられている。これらは、いずれも、巨

大な生命体を形成しそれを維持する強度をもつ樹木がどのように形成されるかを知るための重要な研究テーマであり、これからの知見の蓄積が大切である。

一方で、長寿命であることも樹木の特徴である。活発な細胞の形成のほか、環境への適応、病菌虫等に対する防御も長寿命のために必要な要素である。樹幹にはこれらの要素に必要な物質やエネルギーを貯蔵し輸送する部位が必要であり、木部では柔細胞がその役割を担っている。樹幹を構成する道管要素、仮道管、木部繊維などの細胞は分裂・分化が終了するとすぐに死細胞となり通水や樹体支持の機能を担う。一方、木部柔細胞は数年から数十年間原形質を保持し、生理活動を行う生活細胞として生存を続ける。多くの死細胞で構成される樹木において生活細

^{*1} Received October 7, 2014; accepted December 12, 2014.

^{*2} 国立研究開発法人森林総合研究所 Forestry and Forest Products Research Institute, Tsukuba 305-8687, Japan

Corresponding author : K. Kuroda (kurodak@affrc.go.jp)

胞は数パーセントを占めるに過ぎないと考えられるが、樹木が成長を続けるために重要な役割を担っている。本稿では、木部柔細胞の機能に関連する話題として、放射方向への物質の移動に関わる木部柔細胞の役割と、心材形成に関わる木部柔細胞の役割について、最近の研究報告を紹介するとともに今後の課題について述べる。

2. 樹木内の物質移動に関わる木部柔細胞の役割

樹木の成長には、光合成産物である糖質と根から吸収した無機栄養素が必要である。必要な物質を樹体内に貯蔵し必要な時に利用するために、樹木は巧妙な物質移動機構をもつ。樹木内の物質移動はアポプラストとシンプラストで行われる。アポプラストとは細胞膜より外側の部位を指し、これには細胞壁も含まれる。シンプラストとは、細胞膜の内側を指し、細胞間を結ぶ原形質連絡 (Plasmodesmata) を含めた原形質のネットワークである。根から吸収された土壌中の無機栄養素あるいは葉で合成された光合成産物は、それぞれ道管や仮道管を経由するアポプラストあるいは篩管や篩細胞、篩部柔細胞を経由するシンプラストで移動する。これらの物質を利用するためにはアポプラストからシンプラストあるいはその逆方向への物質移動が不可欠であり、この機能に柔細胞が深くかかわっている。

2.1 木部柔細胞とアポプラストとの物質移動

針葉樹ではすべての木部柔細胞は仮道管と壁孔を介して接触するが、広葉樹では道管と接触する細胞としない細胞がある⁷⁾。水分通道を行う辺材で通道組織と物理的に接触している柔細胞は、壁孔を介して直接的にアポプラストの水溶液から物質を細胞内に取り込む⁸⁾。この壁孔は比較的大きく、物質が実際に透過することが硝酸ランタンを用いた実験⁹⁾ などから明らかになっている。木部柔細胞の壁孔部分にはアモルファスレイヤー (あるいはプロテクティブレイヤー) と呼ばれる層があり¹⁰⁾、物質の移動に深くかかわるという報告もあるが、その機能ははっきりしていない⁸⁾。柔細胞とアポプラストとの物質の移動機構の解明は今後の課題である。

また、木部柔細胞のデンプン量や H^+ -ATPase 活性が隣接する空洞化した通道組織の通道機能の回復に影響を与えるという報告がある¹¹⁾。これは柔細胞がアポプラストの物質移動にも影響を与えている可能性を示唆しており、今後の研究の進展が望まれる。

2.2 シンプラストによる物質の移動

いったんシンプラストに取り込まれた物質には細胞間の移動が伴う。柔細胞の大切な機能である物質

の貯蔵と利用のためにはこの物質移動が重要である。トマトの茎の細胞に蛍光試薬を直接導入して移動経路を調べた実験により、物質が放射組織間を移動することが視覚的にとらえられている¹²⁾。この細胞間の移動に最も重要なのが原形質連絡である。形成層、木部、篩部の放射組織の接線壁や柔細胞間に原形質連絡は高密度に存在し、放射柔細胞と軸方向柔細胞を含めた3次元的な物質移動のネットワークが樹幹全体に存在することが示されている¹³⁾。この原形質連絡による物質の移動に、無機イオン、糖質、植物ホルモンなど物質の種類による制限はないとされる¹⁴⁾。しかしながら、物質の移動には、樹幹の外側から内側へあるいはその逆という方向性の決定が必要である。例えば、光合成産物のうち当年に使用されない物質は柔細胞へ輸送され貯蔵される一方、新たな細胞形成のためには貯蔵された物質は形成層側へと輸送される。このような物質移動の方向性や物質選択的な輸送を決定する因子の解明が、三次元的な物質移動の機構解明に必要である。

2.3 樹木内の放射性物質の移動

筆者らは2011年の福島第一原発事故後の森林への放射性物質の影響調査を行っている。樹木では放射性セシウムが直接付着したと考えられる樹皮だけでなく、辺材や心材へも放射性セシウムが浸透していることが分かった¹⁵⁾。木部への放射性セシウムの蓄積には、根からの吸収と樹皮からの吸収が想定される。根からの吸収の多くは道管あるいは仮道管内の水に含まれた放射性セシウムの木部の生活細胞への取り込み、樹皮からの吸収は細胞外の空隙から内樹皮の生活細胞への取り込みが考えられる (アポプラストからシンプラストへの移動)。一方で、心材への放射性セシウムの蓄積には辺材から心材への移動が必要であり、辺材と心材の自由水の移動が低含水率の移行材で制限されると考えられるスギなどでは、木部柔細胞を介した移動が考えられる (シンプラストによる移動)。辺材から心材への元素の移動に関して、木部放射柔細胞を介した選択的な能動輸送の関与が報告されている^{16, 17)}。放射性セシウムも同様であると考えられるが、辺材全体で柔細胞のみを移動するのかあるいは移行材でのみ柔細胞を経由するのかなど移動の実態は、残念ながらまだ科学的に証明されていない。樹木への放射性物質の蓄積の将来予測のためにも、樹木内の物質の移動経路とその機構についての科学的知見の蓄積が今後も重要である。

3. 心材形成に関わる木部柔細胞の役割

心材の形成は樹木に特有の現象である。辺材が水分通道, 養分の蓄積の機能を持つのに対し, 心材は耐久性を付与する。国際木材解剖学用語集^{18, 19)}で定義されているように, 心材は「生活細胞を含まず, デンプン等の貯蔵物質を失うか心材物質に転化した」部位である。すなわち, 辺材と心材の境界部(移行材)で, 木部柔細胞の細胞死が起こり, 心材成分の生合成と蓄積が起こる。しかし, 心材形成過程では様々な現象が連動して起こることが明らかになってきた²⁰⁾。

3.1 柔細胞の細胞死

柔細胞は心材形成過程で細胞死を起こす。言い換えると, 柔細胞の細胞死の過程が心材形成過程とも言える。針葉樹の木部柔細胞の細胞死は移行材で徐々に起こるのに対し, 広葉樹のそれは辺材が移行材になるときに急激に起こることが報告されている²¹⁾。多くの樹種で移行材において含水率の変化が見られることから, 細胞死を引き起こす機構に含水率変化の影響が考えられている²⁰⁾。筆者らが, スギ木部の細胞レベルの水分布変化を研究した結果においても, 移行材において晩材では水は消失しないものの, 辺材に隣接する移行材早材の仮道管内腔でもほとんどの水が消失することが明らかである²²⁾。この結果は, 移行材における水の消失が柔細胞の細胞死を引き起こすという説を支持するが, 直接的な因果関係ははっきりしない²³⁾。細胞死を引き起こす原因について, ほかに CO_2 の増加, 植物ホルモンの影響, また柔細胞そのものの代謝活性の減少などが示唆されている²³⁾。しかし, いずれも直接的な証拠は得られておらず, 今後の課題として残っている。木部柔細胞の細胞死が心材形成を引き起こす原因であるのか, 心材形成の結果として細胞死が引き起こされるのかについての古くからの疑問²⁴⁾についても未だ明確な答えは出ていない。

一方, 木部柔細胞の細胞死は隣接する細胞の種類や組織内の位置にも影響される。アカマツなどの針葉樹では放射仮道管に接する放射柔細胞は辺材中において細胞死を起こすため, これらの細胞死は心材形成との関係がないと考えられている^{25, 26)}。心材形成に関連する細胞死と関連しない細胞死の違いも, 柔細胞の役割を把握するために解明すべき重要な課題である。

3.2 心材成分の蓄積

心材成分の種類と構成割合は樹種により, また個体内の部位によっても異なる。さらに, 個々の心材

成分の蓄積が心材の移行材に近い部位で最も多く, 髄に向かって減少することも知られている²⁷⁾。これらの違いには, 心材成分の生合成量の違いと成分の二次変化が関係する。心材成分の生合成の場所は移行材が主要な場であるとされているが²⁷⁾, 心材成分の前駆物質の蓄積が移行材に近い辺材で見られるという報告もある²³⁾。辺材ですでに心材形成は開始している可能性もあり, 生合成部位の特定も今後の生合成研究で検討が必要な事項と考えられる。

心材成分の合成における柔細胞の重要な役割は, 心材成分合成のための原料の貯蔵と供給であり, 生合成の場そのものであり, 蓄積の場でもあると考えられている。移行材の柔細胞が心材成分の原料の供給と生合成の場であるという考えは, おそらく正しい解釈であろう²⁷⁾。しかしながら, 木部柔細胞がすべての心材成分の生合成の場所であるという科学的証明はまだない。一方, 木部柔細胞が心材成分の蓄積部位であるという説に対し, 仮道管の細胞壁など心材全体に蓄積する場合や²⁸⁾, 細胞間隙に蓄積する場合²⁹⁾があることも報告されている。生合成された心材成分は柔細胞から移動するのか, どのような移動機構があるのかについても今後の課題である。著者らは, 心材成分の蓄積の様子を細胞レベルで解析するために飛行時間型二次イオン質量分析装置(TOF-SIMS)を用いた研究を行っている^{28, 30, 31)}。スギを用いた研究で, 心材成分であるフェルギノールの蓄積のパターンが早材と晩材で違うこと, 心材外側では年輪内で不均一に分布するのに対し心材内側ではほぼ均一に分布することを明らかにした³¹⁾。これらの結果は心材生合成の量とタイミングが柔細胞の年輪内位置により異なること, および生合成された心材成分が心材内で移動する可能性を示唆している。心材成分の移動には仮道管内の水の有無が影響する可能性も考えられる。水を含んだ試料の成分分布を凍結状態で解析できるCryo-TOF-SIMS/SEMシステム^{32, 33)}は, 心材成分の生合成部位の特定と物質の移動機構を解明するうえで非常に有用な手法と期待でき, 今後の成果が待たれる。

心材成分の生合成の時期についても長年の疑問が残る。心材成分量や酵素活性の季節変化や近年の遺伝子解析の研究などから, 少なくとも何らかの季節性があるとされている²⁷⁾。しかしながら, ターゲットとなる樹種や成分あるいは研究手法によりその季節は様々であり, 未だ明確な季節性は示されていない^{20, 34)}。今後, 心材成分生合成の詳細を把握するためには, それぞれの心材成分の蓄積の部位とタイミングの解析とともに, 前駆物質や酵素の存在, 遺伝

子発現の部位とその時期などの研究と関連させた解析が必要である。

4. おわりに

樹木が成長し長寿命であるために生活細胞の役割は重要である。新たな細胞形成のためには木部柔細胞で貯蔵した養分を形成層に輸送する必要がある。辺材最内部で起こる心材形成には外側から内側への物質の移動が不可欠である。さらに、死細胞になる木部柔細胞から貴重な物質を回収するために外側の生活細胞へ物質を移動させるメカニズムも重要である。さらに、本稿では放射柔細胞と軸方向柔細胞を区別せずまとめて木部柔細胞として扱ったが、生活細胞の3次元ネットワークを理解するためにはそれぞれの機能の違いや相互作用の解明も必要である。本稿では木部柔細胞に着目し2つのテーマを取り上げたが、生活細胞の様々な機能は樹木の成長を支えるうえで連動している。樹体形成の巧妙さをとらえるために、これまでの多くの知見の蓄積を活かし個別の研究を深化させるとともに、多くの研究分野の連携研究が重要であろう。

文 献

- 1) 船田 良：樹木形成層活動の制御機構. 木材学会誌 54(1), 1-10 (2008).
- 2) 杉山淳司, 堀川祥生：セルロースミクロフィブリルと結晶多形. 木材学会誌 54(2), 49-57, (2008).
- 3) 細尾佳宏：木材細胞壁形成における細胞壁成分供給の日周性. 木材学会誌 58(3), 109-117, (2012).
- 4) 寺島典二：植物の進化に伴うリグニン超分子構造の多様化. 木材学会誌 59(2), 65-80, (2013).
- 5) 佐野雄三：広葉樹材における管状要素間壁孔の構造と機能. 木材学会誌 55(3), 119-128, (2009).
- 6) 内海泰弘：樹木の二次木部における水の分布と移動の解析法. 木材学会誌 59(1), 1-12, (2013).
- 7) “木質の構造”, 日本木材学会編, 文永堂出版, 東京, 2011.
- 8) Spicer, R.: Symplasmic networks in secondary vascular tissues: parenchyma distribution and activity supporting long-distance transport. *J. Experimental Botany* 65, 1829-1848 (2014).
- 9) Wisniewski, M., Ashworth, E., Schaffer, K.: The use of lanthanum to characterize cell wall permeability in relation to deep supercooling and extracellular freezing in woody plants. I. Intergeneric comparisons between *Prunus*, *Comus*, and *Salix*. *Protoplasma* 139, 105-116 (1987).
- 10) 例えば, Dute, R., Patel, J., Jansen, S.: Torus-bearing pit membranes in *Cercocarpus*. *IAWA J.* 31(1), 53-66 (2010).
- 11) Salleo, S., Lo Gullo, M. A., Trifilo, P., Nardini, A.: New evidence for a role of vessel-associated cells and phloem in the rapid xylem refilling of cavitated stems of *Laurus nobilis* L. *Plant Cell Environ.* 27, 1065-1076 (2004).
- 12) van der Schoot, C., van Bel, A. J. E.: Mapping membrane potential differences and dye-coupling in internodal tissues of tomato (*Solanum lycopersicum* L.). *Planta* 182, 9-21 (1990).
- 13) Chaffey, N., Barlow, P.: The cytoskeleton facilitates a three dimensional symplasmic continuum in the long-lived ray and axial parenchyma cells of angiosperm trees. *Planta* 213, 811-823 (2001).
- 14) Schulz, A.: Physiological control of plasmodesmal gating. “Plasmodesmata: structure, function, role in cell communication”, van Bel, A. J. E., van Kesteren, W. J. P. eds., Springer-Verlag, Berlin Heidelberg New York, 1999, pp. 173-204.
- 15) Kuroda, K., Kagawa, K., Tonosaki, M.: Radiocesium concentrations in the bark, sapwood and heartwood of three tree species collected at Fukushima forests half a year after the Fukushima Dai-ichi nuclear accident. *J. Environmental Radioactivity* 122, 37-42 (2013).
- 16) Okada, N., Hirakawa, Y., Katayama, Y.: Application of activable tracers to investigate radial movement of minerals in the stem of Japanese cedar (*Cryptomeria japonica*). *J. Wood Sci.* 57(5): 421-428 (2011).
- 17) Okada, N., Hirakawa, Y., Katayama, Y.: Radial movement of sapwood-injected rubidium into heartwood of Japanese cedar (*Cryptomeria japonica*) in the growing period. *J. Wood*

- Sci* **58**(1), 1-8 (2012).
- 18) IAWA (Committee on Nomenclature, International Association of Wood Anatomists): Multilingual glossary of terms used in wood anatomy. Verlagsanstalt Buchdruckerei Konkordia Winterthur, 1964.
- 19) 日本木材学会: 国際木材解剖学用語集. 木材学会誌 **21**(9), A1-A21 (1975).
- 20) 日本木材学会組織と材質研究会2010秋のシンポジウム－心材形成－要旨集, 名古屋, 中田了五編, 2010.
- 21) Spicer, R.: Senescence in secondary xylem: heartwood formation as an active developmental program. "Vascular transport in plants", Holbrook NM, Zwieniecki MA, eds., Elsevier, Boston, 2005, pp. 457-475.
- 22) Kuroda, K., Yamashita, K., Fujiwara, T.: Cellular level observation of water loss and the refilling of tracheids in the xylem of *Cryptomeria japonica* during heartwood formation. *Trees* **23**, 1163-1172 (2009).
- 23) Kampe, A., Magel, E.: New insights into heartwood and heartwood formation. "Cellular aspects of wood formation, plant cell monographs 20", Fromm, J. ed., Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, 2013, pp. 71-95.
- 24) Bamber, R. K.: Heartwood, its function and formation. *Wood Sci. Technol.* **10**, 1-8 (1976).
- 25) Nakaba, S., Sano, Y., Kubo T., Funada, R.: The positional distribution of cell death of ray parenchyma in a conifer, *Abies sachalinensis*. *Plant Cell Reports* **25**, 1143-1148 (2006).
- 26) Nakaba, S., Kubo, T., Funada, R.: Differences in patterns of cell death between ray parenchyma cells and ray tracheids in the conifers *Pinus densiflora* and *Pinus rigida*. *Trees* **22**, 623-630 (2008).
- 27) 今井貴規: 心材形成の化学. 木材学会誌 **58**(1), 11-22 (2012).
- 28) Imai, T., Tanabe, K., Kato, T., Fukushima, K.: Localization of ferruginol, a diterpene phenol, in *Cryptomeria japonica* heartwood by time-of-flight secondary ion mass spectrometry. *Planta* **221**, 549-556 (2005).
- 29) Zhang, C., Abe, H., Sano, Y., Fujiwara, T., Fujita, M., Takabe, K.: Diffusion pathways for heartwood substances in *Acacia mangium*. *IAWA J.* **30**, 37-48 (2009).
- 30) Kuroda, K., Imai, T., Saito, K., Kato, T., Fukushima, K.: Application of ToF-SIMS to the study on heartwood formation in *Cryptomeria japonica* trees. *Appl. Surf. Sci.* **255**, 1143-1147 (2008).
- 31) Kuroda, K., Fujiwara, T., Hashida, K., Imai, T., Kushi, M., Saito, K., Fukushima, K.: The accumulation pattern of ferruginol in the heartwood-forming *Cryptomeria japonica* xylem as determined by time-of-flight secondary ion mass spectrometry and quantity analysis. *Annals of Botany* **113**, 1029-1036 (2014).
- 32) Kuroda, K., Fujiwara, T., Imai, T., Takama, R., Saito, K., Matsushita, Y., Fukushima, K.: The cryo-TOF-SIMS/SEM system for the analysis of the chemical distribution in freeze-fixed *Cryptomeria japonica* wood. *Surf. Interface Anal.* **45**, 215-219 (2013).
- 33) 青木 弾, 黒田克史, 端谷祐人, 齋藤香織, 高間瑠佳, 松下泰幸, 福島和彦: Cryo-TOF-SIMS/SEMシステムの開発と植物生体分子のトポケミカル分析への適用. 木材学会誌 **59**(6), 367-374 (2013).
- 34) Nakada, R., Fukatsu, E.: Seasonal variation of heartwood formation in *Larix kaempferi*. *Tree Physiology* **32**, 1497-1508 (2012).