

[木材学会誌 Vol. 58, No. 3, p. 109-117 (2012)]

## 木材細胞壁形成における細胞壁成分供給の日周性\*1

細尾佳宏\*2

Diurnal Periodicity in the Supply  
of Cell Wall Components during Wood Cell Wall Formation\*1

Yoshihiro HOSOO\*2

This review summarizes recent studies on the diurnal periodicity in wood cell wall formation, with a major focus on those that we have conducted. Differences in the innermost surface of developing secondary walls of differentiating conifer tracheids can be seen from day to night. Cellulose microfibrils are clearly evident during the day, and amorphous material containing abundant hemicelluloses is prevalent at night. These findings suggest a diurnal periodicity in the supply of cell wall components to the innermost surface of developing secondary walls during tracheid cell wall formation in conifers. Further studies have demonstrated that these diurnal differences correspond to the 24-h light-dark cycle and diurnal changes in the volume of differentiating cells. This diurnal periodicity is likely associated with diurnal changes in light conditions and the water status, such as the turgor pressure, of differentiating cells.

*Keywords*: diurnal periodicity, photoperiodicity, secondary wall formation, tracheid, turgor pressure.

本総説では、木材細胞壁形成の日周性に関する最近の研究動向を、筆者らの研究を中心に概説する。針葉樹分化中仮道管の二次壁新生面では、昼と夜で様相が異なっている。昼はセルロースマイクロフィブリルが明確に観察され、夜はヘミセルロースを主成分とする無定形物質が観察される。このことは、針葉樹仮道管の細胞壁形成において、二次壁新生面への細胞壁成分の供給に日周性が存在することを提案する。さらなる研究によって、二次壁新生面における様相の日変動は、24時間の明暗周期や分化中細胞の体積の日変動に伴って起こることが明らかになってきた。二次壁新生面への成分供給の日周性は、光条件や分化中細胞の水分状態（膨圧）の日変動と関連があることが推察される。

## 1. はじめに

植物の大きさ（成長）と形（形態）を最も直接的に決定しているのは、細胞壁である。細胞分裂、細

胞分化、細胞の伸長・拡大、器官形成など植物の発生過程は何れも細胞壁の形成を通じて進行する。従って、細胞壁の形成機構を解明することは、樹木の成長や形態形成の仕組みを理解するための重要な鍵の1つである。

木材は、維管束形成層が分裂活動を行い内側に二次木部細胞を生産していくことによって形成される<sup>1)</sup>。樹幹の木部細胞は、根から樹体上部への水分通道、巨大な樹体の支持、養分の貯蔵・供給など、樹木の生命活動にとって重要な機能を担っている。これらの機能を維持するために、木部細胞は高度に

\*1 Received October 9, 2011; accepted December 9, 2011.

\*2 信州大学ファイバーナノテク国際若手研究者育成拠点 International Young Researchers Empowerment Center, Shinshu University, Nagano 399-4598, Japan

発達した細胞壁を形成する。木部細胞の分化過程は、大きく分けて細胞の拡大、細胞壁の肥厚（分厚い二次壁の堆積）、木化、そしてプログラム細胞死の順に進行する<sup>2,3)</sup>。木材細胞壁は、結晶性の高いセルロースマイクロフィブリルがヘミセルロースとリグニンからなる非晶性のマトリックス中に埋め込まれた複雑な構造をとっている。木材を構成する実体は細胞壁であり、木材の様々な性質は細胞壁の構造や性質と密接に関係している。そのため、木材細胞壁の形成機構を研究することは、木材の性質・機能を理解する上でも重要な課題と言える。

木材細胞壁の形成機構に関しては、古くから盛んに研究が行われてきた。最近では、顕微鏡技術を利用した細胞・組織レベルでの研究に加えて、遺伝子やタンパク質（酵素）を対象とした分子レベルの研究も行われている。細胞壁は、数多くの遺伝子が協調して発現し機能を発揮することにより形成されるが、植物の場合、遺伝子発現は周囲の環境に強く影響を受ける。そして、自然環境下では、植物が受容する光、水、温度、化学物質、物理的な力などの環境因子の多くが日変動している。最近の研究から、木材細胞壁（二次壁）形成において細胞壁成分の供給に日周期性が存在することが分かってきた。本総説では、木材細胞壁形成の日周期性とそれに関連する研究の動向について紹介する。

## 2. 分化中仮道管の二次壁新生面における日変動

木材細胞壁形成の日周期性に関する研究は、1960年代に Bobak と Necesany<sup>4)</sup> によって最初に報告された。彼らはポプラ (*Populus nigra*) から試料を2時間間隔で採取し、分化中木部繊維の細胞壁内表面（新生面）を電子顕微鏡で観察した。そして、セルロースとリグニンは24時間周期で交互に堆積し、セルロースは昼間（12時から18時）に、リグニンは夜間（0時から4時）に堆積することを提案した。ただ、彼らの研究では細胞壁形成過程のどの段階の細胞を観察しているのかがはっきりせず、また当時の電子顕微鏡の性能では明確な観察像が得られなかったなど、不明瞭な点もあった。

木材細胞壁の形成過程では、一次壁、 $S_1$ 層、 $S_2$ 層、 $S_3$ 層の順に堆積していく。そして、 $S_2$ 層が細胞壁の大部分を占めるため、針葉樹の分化中木部では $S_2$ 層形成段階の仮道管が最も数が多く観察しやすい。Hosooら<sup>5)</sup>は、スギ (*Cryptomeria japonica*) から昼（14時）と夜（5時）に分化中木部を含む試料を採取し、 $S_2$ 層形成中仮道管の二次壁新生面における様相の違いを電解放出形走査電子顕微鏡

(FE-SEM) で観察した。その結果、昼に採取した試料ではセルロースマイクロフィブリルが明確に観察されたのに対し、夜に採取した試料ではセルロースマイクロフィブリルを覆う無定形物質が観察された (Fig. 1)。この無定形物質は、セルロースマイクロフィブリルとは明らかに様相が異なっていた。Bobak と Necesany の報告<sup>4)</sup> は、ポプラ分化中木部繊維の細胞壁新生面で夜に観察される無定形物質をリグニンだと述べている。しかし、細胞壁へのリグニンの堆積は、 $S_1$ 層の形成が始まる頃に細胞間層やセルコーナで始まり、やや遅れて一次壁で始まる。次に、 $S_2$ 層と $S_3$ 層の形成中に一次壁や $S_1$ 層でゆっくりと少量ずつ堆積し、 $S_3$ 層が形成された後に最も活発な堆積が二次壁全体で起こる<sup>6-9)</sup>。従って、 $S_2$ 層形成中仮道管の二次壁新生面にリグニンが観察される可能性は低く、無定形物質の主成分はヘミセル

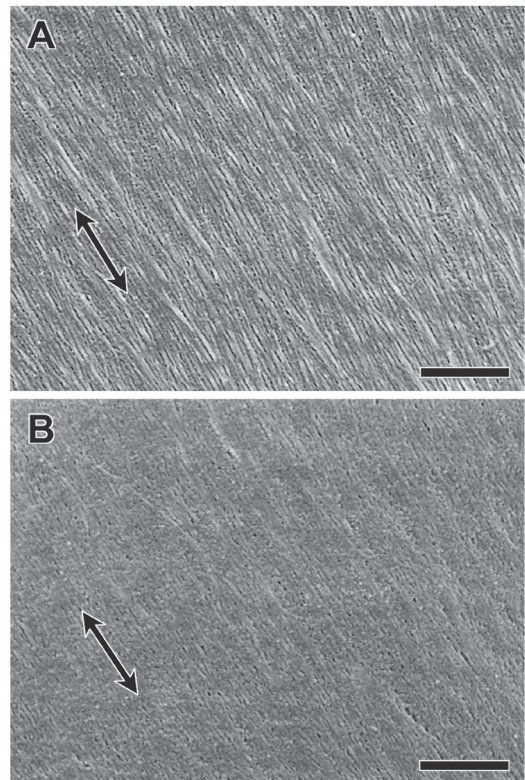


Fig. 1. Innermost surface of developing secondary walls ( $S_2$  layers) in differentiating tracheids of field-grown *Cryptomeria japonica*. The longitudinal cell axes in the micrographs are vertical. A: A sample collected at 14:00 h. B: A sample collected at 5:00 h. Bars = 500 nm.

(Reproduced with permission from reference 5. Copyright 2002)

コースであると予想された。

木材細胞壁中のヘミセルロースを特異的に標識し検出する方法として、免疫染色法が多く用いられている。免疫染色法とは、標的とする物質（抗原）をウサギ、マウスなどの動物に投与して抗体を産生させ、この抗体を用いた抗原抗体反応により細胞・組織中に存在する抗原を可視化する手法である。免疫染色と透過電子顕微鏡（TEM）を組み合わせた研究により、ヘミセルロースの分布や堆積過程について解析が進められている。Babaら<sup>10)</sup>は、アカマツ（*Pinus densiflora*）とポプラの分化中木部細胞でのグルコマンナンとキシログルカンの分布を観察した。グルコマンナンの分布と堆積過程はこの他に、ヒノキ（*Chamaecyparis obtusa*）やスギの分化中および成熟仮道管で調べられた<sup>11, 12)</sup>。Awanoら<sup>13)</sup>とKimら<sup>14)</sup>は、ブナ（*Fagus crenata*）木部繊維やスギ仮道管の細胞壁形成中におけるキシランの堆積過程を調べた。Kimら<sup>15)</sup>はさらに、スギの圧縮あて材仮道管におけるグルコマンナンとキシランの分布と堆積について研究した。また、圧縮あて材仮道管や引張あて材中のゼラチン繊維でのガラクトタン分布に関しても研究された<sup>16-18)</sup>。免疫染色とFE-SEM観察を組み合わせた研究では、Awanoら<sup>19)</sup>が抗キシラン抗体でキシランを標識したブナ分化中木部を観察し、木部繊維二次壁へのキシランの堆積過程について考察した。Sandquistら<sup>20)</sup>は、ポプラ（*Populus tremula*×*P. tremuloides*）引張あて材中のゼラチン繊維におけるキシログルカンの免疫局在をTEMとFE-SEMで観察した。

Hosooら<sup>5)</sup>は、抗グルコマンナン抗体を用いてグルコマンナンを標識したスギ分化中仮道管の二次壁新生面をFE-SEMで観察し、昼と夜の違いを調べた。セルロースマイクロフィブリルが観察された昼は標識数が少なかったのに対し、夜は無定形物質上に標識が多数観察された（Fig. 2）。このことから、無定形物質はグルコマンナンを豊富に含むことが明らかになった。また、無定形物質は抗キシラン抗体によっても標識され、グルコマンナンに加えてキシランも含むことが分かった<sup>21)</sup>。グルコマンナンとキシランは針葉樹木部細胞の二次壁を構成する主要なヘミセルロースであり、無定形物質はヘミセルロースを主成分とするマトリックスであることが明らかになった。Hosooら<sup>21)</sup>はさらに、人工気象器内で生育しているスギの形成層から成熟木部に至る様々な分化段階の仮道管について、細胞壁内表面での日変動を免疫染色とFE-SEMを組み合わせて観察した。S<sub>2</sub>層形成中以外では細胞壁内表面に日変動は観察

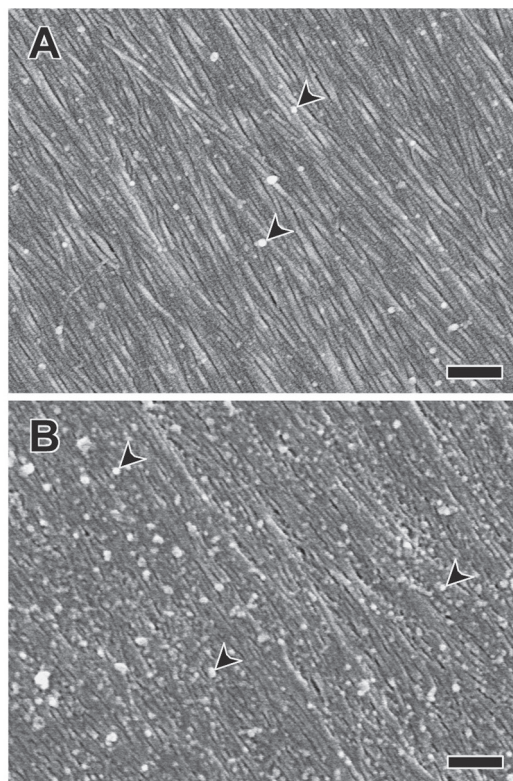


Fig. 2. Innermost surface of developing secondary walls immunogold-labeled with anti-glucomannan antiserum in differentiating tracheids of field-grown *C. japonica*. The longitudinal cell axes in the micrographs are vertical. Arrowheads show single or large aggregated gold particles representing anti-glucomannan labels. A: A sample collected at 14:00 h. B: A sample collected at 5:00 h. Bars = 200 nm. (Reproduced with permission from reference 5. Copyright 2002)

されず、一次壁形成中とS<sub>1</sub>層形成中では明期と暗期ともにセルロースマイクロフィブリルが観察された。しかし、S<sub>1</sub>層形成中の新生面では、S<sub>2</sub>層形成中と同様に暗期のグルコマンナンに対する標識数が明期よりも有意に多かった。このことから、S<sub>1</sub>層形成中の新生面でも、S<sub>2</sub>層形成中ほど量は多くないが暗期にマトリックスが存在していることが分かった。一方、一次壁新生面ではグルコマンナンとキシランに対する標識数が少なく、明期と暗期で有意差はなかった。一次壁の多糖は主に、セルロース、キシログルカン、ペクチンで構成されている<sup>22-25)</sup>。一次壁新生面で無定形物質が観察されないのは、一次壁と二次壁で構成成分が異なることによると考え

られた。以上の結果から、針葉樹仮道管の細胞壁形成において、二次壁新生面への細胞壁成分の供給に日周期性が存在することが示された。

### 3. 二次壁新生面への成分供給の日周期性と環境因子の関係

#### 3.1 二次壁新生面における日変動と光の関係

植物の生育にとって、光は最も重要な環境因子の1つである。光は、栄養分裂組織での細胞分化開始、葉緑体の発達、胚軸の伸長、葉の展開、花芽形成など多くの過程で重要な役割を果たしている<sup>26-28</sup>。植物は常に周囲の光環境をモニターし、その変化に対して適切に応答している。草本植物では、生育する光環境（光強度、光質）の違いによって、細胞壁成分を含む各成分の植物体中での含有量が変化することが報告されている<sup>29, 30</sup>。

Hosooら<sup>31, 32</sup>は、分化中仮道管の二次壁新生面で観察される日変動と光の関係について研究した。温湿度が一定に制御された人工気象器内で、スギの苗木を異なる明暗位相や日長のもとで生育させ、明期

と暗期における分化中仮道管の二次壁新生面をFE-SEMで観察した。12時間明期/12時間暗期に設定された光周期の明期と暗期の時間帯を反転させると、二次壁新生面における日変動も反転した。つまり、明暗位相に関係なく、明期にセルロースマイクロフィブリルが観察され、暗期にヘミセルロースを主体とするマトリックスが無定形物質として観察されることが明らかになった (Fig. 3)<sup>31</sup>。また、短日条件下と長日条件下のどちらでも、二次壁新生面で同様な日変動が観察され、この日変動は日長の変化に対応することも分かった<sup>32</sup>。これらの結果から、二次壁新生面への成分供給の日周期性は光に影響され、24時間の明暗周期に伴って起こることが示された。

ヘミセルロースは、種々の糖ヌクレオチドが糖供与体となり、グリコシルトランスフェラーゼ (GT) が糖ヌクレオチドの糖残基を受容体 (ヘミセルロース糖鎖) に転移していくことによって合成される。ヘミセルロースの主鎖は、GT活性を有する cellulose synthase-like (Csl) タンパク質によって合成されると考えられている<sup>33, 34</sup>。Csl 遺伝子ファ

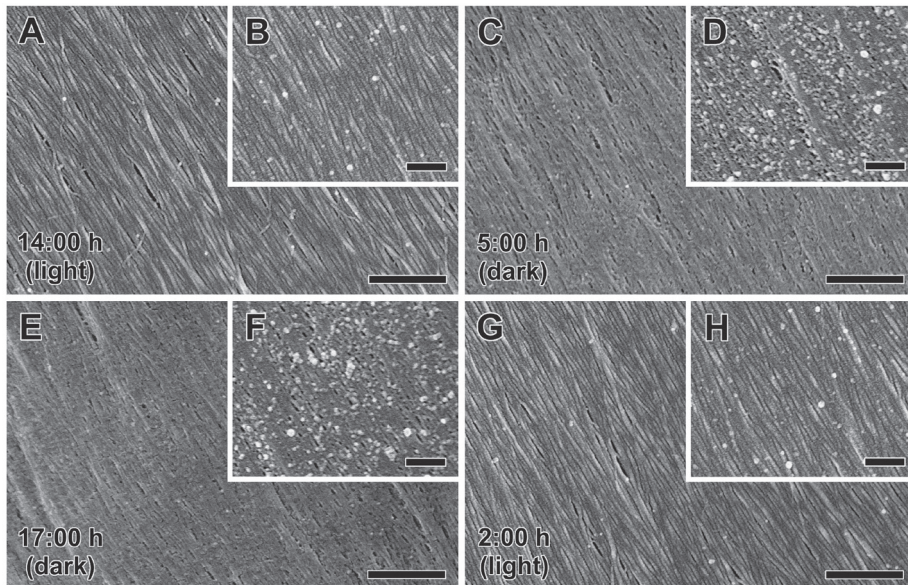


Fig. 3. Innermost surface of developing secondary walls in differentiating tracheids of *C. japonica* saplings grown in two growth chambers. The longitudinal cell axes in the micrographs are vertical. Main micrographs (A, C, E, G) show sections not labeled with any antibodies (bars = 500 nm). The insets (B, D, F, H) show sections labeled with anti-glucomanan antiserum (bars = 200 nm). A, B: At 14:00 h (light period) in a sapling grown under the natural light-dark cycle (lights on at 6:00 h; lights off at 18:00 h). C, D: At 5:00 h (dark period) in a sapling grown under the natural light-dark cycle. E, F: At 17:00 h (dark period) in a sapling grown under the reverse light-dark cycle to nature (lights on at 18:00 h; lights off at 6:00 h). G, H: At 2:00 h (light period) in a sapling grown under the reverse light-dark cycle to nature.

ミリーに属する *CsIA* 遺伝子サブファミリーの解析から、マンナンやグルコマンナンの合成活性を有する酵素をコードする *CsIA* 遺伝子が種々の植物でいくつか見つかり、樹木ではテーダマツ (*Pinus taeda*) とポプラ (*Populus trichocarpa*) で見出された<sup>35-38)</sup>。van Erp と Walton<sup>39)</sup> は、トウモロコシ (*Zea mays*) の中胚軸におけるヘミセルロース合成に関連する遺伝子発現と酵素活性に対する光の影響について調べた。トウモロコシ実生を暗黒下で生育させた後に光に曝すと、いくつかの *CsIA* 遺伝子の発現量が大きく低下し、 $\beta$ -1,4-マンナン合成酵素活性も大きく低下した。発現量が低下した *CsIA* 遺伝子の1つは、グルコマンナン合成酵素をコードする他の植物由来 *CsIA* 遺伝子<sup>38)</sup> と相同性が高かった。

ウリジン二リン酸 (UDP) グルコースは、セルロース合成の基質である。そして、スクロースシンターゼ (SuSy) と UDP グルコースピロホスホラーゼ (UGP) は、UDP グルコースを合成しセルロース合成酵素 (CesA) に受け渡すための鍵酵素である<sup>40,41)</sup>。ポプラ (*Populus tremula* × *P. tremuloides*) では、UGP 遺伝子は木部細胞の細胞拡大時や二次壁形成時に *CesA* 遺伝子と同調して発現量が増加することが明らかにされた<sup>42)</sup>。また、酢酸菌 (*Gluconacetobacter xylinus*) 由来の UGP 遺伝子をポプラ (*Populus alba* × *P. grandidentata*) で過剰発現させると、木材中のセルロース量が増加した<sup>43)</sup>。Ciereszko ら<sup>44)</sup> は、シロイヌナズナ (*Arabidopsis thaliana*) では暗期よりも明期の方が UGP 遺伝子の発現レベルが高いことを示した。この結果から、明期では UDP グルコース基質の生産量の増加に伴いセルロース合成が促進されると推測される。

このように、植物では細胞壁成分の生合成に関わる遺伝子発現や酵素活性が、光に影響を受けることが明らかにされた。光条件の変動に伴う各細胞壁成分の生合成量の変動が二次壁新生面における日変動に関与しているということは、十分考えられる。van Erp と Walton<sup>39)</sup> や Ciereszko ら<sup>44)</sup> の結果から推測すると、二次壁新生面で昼 (明期) にセルロースミクロフィブリルが観察され無定形物質がほとんど観察されないのは、グルコマンナン合成が抑制され、一方でセルロース合成が促進されることによるのかもしれない。ただ、van Erp と Walton の研究<sup>39)</sup> では、グルコマンナン合成酵素遺伝子と相同性が高いトウモロコシ *CsIA* 遺伝子の中には、光暴露により発現量がほとんど変化しないものもあり、 $\beta$ -1,4-キシラン合成酵素活性に対しても光暴露の

影響は僅かだった。細胞壁成分の生合成と光の関係に関しては、樹木を対象とした解析も含め検討の余地が多く、今後の研究でさらに詳細な情報を得ていく必要がある。

Sun ら<sup>45,46)</sup> は針葉樹と広葉樹合わせて21樹種の苗木を用いて、樹幹 (木材組織) 内の光の伝導性について研究した。そして、樹幹表面に当たった光は樹幹内部に浸透し、道管の内腔や木部繊維および仮道管の細胞壁を介して樹幹内部の軸方向に伝達されることを明らかにした。さらに、光は伝達組織 (道管、木部繊維、仮道管) 中を伝わる際に、周囲の他組織に漏れていくことが分かった。このことから、樹幹内部の分化中木部細胞に外部の光が直接届いている可能性もある。光環境からのシグナルを分化中木部細胞が直接受容し、それによって細胞壁形成に関連する遺伝子や酵素の働きが制御されているかどうかは、今のところ不明である。二次壁新生面への成分供給の日周性と光の関連性をより詳細に明らかにするためには、この点についても今後検討する必要があるだろう。

### 3.2 二次壁新生面における日変動と細胞の水分状態の関係

樹幹の直径には日変動が見られ、これは主に形成層細胞や木部および節部の分化中細胞における水分状態の変化によって引き起こされる<sup>47-49)</sup>。細胞レベルでは、木部細胞の分化において、細胞の大きさは細胞に発生する膨圧と細胞壁の性質との相互作用によって決まる<sup>50,51)</sup>。樹幹における分化中細胞の体積変動は、内樹皮表面の接線ひずみ変動から推定することができる<sup>52-54)</sup>。細胞の体積が増加すれば接線ひずみは上昇し、逆に体積が減少すれば接線ひずみは低下する。これまでの研究で、自然環境下で生育する樹木では接線ひずみ変動は日周性を有することが分かっている<sup>5,52,53)</sup>。接線ひずみは、だいたい14時頃に1日で最も低い値を示し、その後ゆるやかに増加し始め、そして夜明け前に最大の伸びの値 (最大膨張) に達する (Fig. 4)。温湿度一定の人工気象器内で生育しているスギの苗木を用いた研究で、接線ひずみの日変動パターンは明暗位相や日長に対応することが示された<sup>31,32)</sup>。時刻に関係なく、接線ひずみは照明消灯後に上昇し始め、照明が点灯するまで高い値を保ち、そして点灯後に低下した (Fig. 5)。このことから、分化中細胞の体積は光の明暗周期に追従して日変動することが分かった。

スギ分化中仮道管の二次壁新生面において、無定形物質が観察される時間帯は暗期の接線ひずみが高い時間帯と一致し、逆にセルロースミクロフィブリル

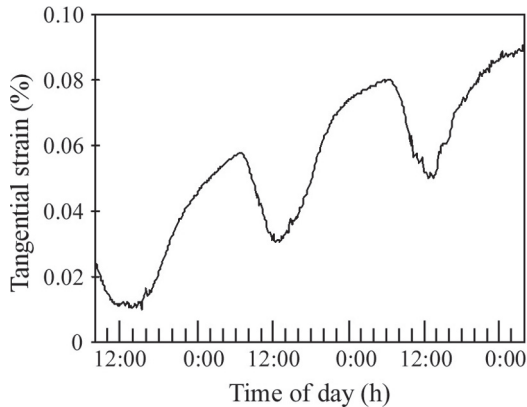


Fig. 4. Changes in tangential strain on the inner bark surface of a field-grown *C. japonica* tree at the end of July 2010.

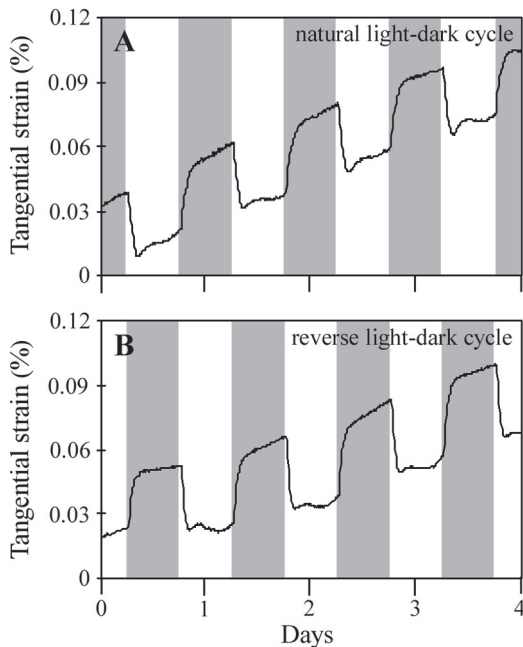


Fig. 5. Changes in tangential strain on the inner bark surface of *C. japonica* saplings grown in two growth chambers. Shaded areas indicate dark periods. A: A sapling grown under the natural light-dark cycle (lights on at 6:00 h; lights off at 18:00 h). B: A sapling grown under the reverse light-dark cycle to nature (lights on at 18:00 h; lights off at 6:00 h).

ルは明期の接線ひずみが低い時間帯に観察された<sup>31, 32)</sup>。このことから、蒸散による水分消失のため分化中細胞の体積が小さい明期はセルロースマイクロフィブリルが観察され、蒸散が停止し分化中細胞が

膨らんで膨圧が高い暗期にヘミセルロースを主体とするマトリックスが観察されることが示唆された。細胞小器官のゴルジ装置は、ヘミセルロースの生合成において中心的な役割を果たしている<sup>55-60)</sup>。ゴルジ装置で合成されたヘミセルロースはゴルジ小胞に包まれ、原形質膜まで運ばれる。そして、ゴルジ小胞と原形質膜が融合することにより、ヘミセルロースは細胞外（分化中細胞壁の内表面）へと分泌される<sup>55, 60)</sup>。このような細胞内から細胞外への物質の輸送作用をエキソサイトーシスと呼ぶ。高等植物では、エキソサイトーシスは細胞の膨圧と関連があり、膨圧が高くなるとエキソサイトーシスによる物質の分泌が促進される<sup>61, 62)</sup>。以上のことから、昼（明期）は分化中仮道管の膨圧が低く、二次壁新生面へのヘミセルロースの分泌が活発ではない可能性がある。一方、夜（暗期）は膨圧が高くなるため、ヘミセルロースの分泌が活発になり、二次壁新生面にヘミセルロースを含むマトリックスが多く蓄積することにより無定形物質が観察されるようになると思われる。二次壁新生面への成分供給、特にマトリックス供給の日周性は、膨圧のような細胞の水分状態の日変動と関連があると推測される。

#### 4. 細胞壁形成に関連する遺伝子発現の日周性

モデル植物のシロイヌナズナでは、様々な遺伝子を対象に発現の日周性が研究されてきた。そして、細胞壁形成に関連する遺伝子発現の日周性についても報告もされた<sup>63, 64)</sup>。Harmer ら<sup>63)</sup>は、2つの *CesA* 遺伝子の発現には恒常条件下で発現量が周期的に変動する概日リズムが存在し、植物個体の体内時計が夜（暗期）だと感じている時間帯、すなわち主観的夜の終わりごろに発現量がピークに達することを示した。

Solomon ら<sup>65)</sup>は cDNA マイクロアレイにより、野外で生育しているユーカリ (*Eucalyptus grandis* × *E. camaldulensis*, *Eucalyptus grandis* × *E. urophylla*) の分化中木部で発現している遺伝子群の日周発現パターンを解析した。解析した約2600個の遺伝子のうち約8%で発現に日周性が見られ、その中には細胞壁形成に関連する遺伝子も含まれていた。セルロース生合成関連では、*SuSy* (基質のUDP グルコースを合成する酵素) 遺伝子で深夜2時に1日で最大の発現レベルが見られた。この発現パターンは、同じくUDP グルコース合成を担う *UGP* 遺伝子の発現レベルが暗期よりも明期に高くなるという、シロイヌナズナでの結果<sup>44)</sup>とは異なる。セルロースの高分子化を担う *CesA* 遺伝子群では、

発現に日周性を有するものもあったが、発現ピークの時刻が遺伝子、個体、あるいは試料採取日によって異なるなど規則的な日周発現パターンは見られなかった。ヘミセルロース生合成関連では、UDPグルクロン酸カルボキシラーゼ（キシラン合成の基質であるUDPキシロースを合成する鍵酵素）遺伝子で、2時に発現ピークが見られた。しかし、キシランの高分子化を担う遺伝子やその他のヘミセルロース生合成関連遺伝子に関しては述べられていない。セルロースとヘミセルロースの生合成に関わる遺伝子発現の日周性に関してはまだ研究途上であり、情報が非常に少ないのが現状である。今後の研究により、二次壁新生面で観察される日変動と関連付けて考察するための十分な知見が蓄積されることを期待したい。

シロイヌナズナでは、モノリグノール生合成経路で働く多くの遺伝子で発現の日周性が見られ、概日リズムにより主観的夜の時間帯に発現量が高くなる場合と、光条件によって日周発現が制御される場合があることが明らかになった<sup>63, 64</sup>。ユーカリでも、いくつかのモノリグノール生合成関連遺伝子で、昼下がりから夕方にかけてまたは夜明け前に発現ピークに達する日周発現パターンが見られた<sup>65</sup>。これらの結果は、モノリグノール供給や重合の日周性について今後解析し考察を進める際には、興味深く有用な知見となるであろう。

## 5. おわりに

針葉樹分化中仮道管の二次壁新生面では、昼にセルロースマイクロフィブリルが観察され、夜にヘミセルロースを主成分とするマトリックスが観察されるという、日変動が見られた。このことから、仮道管の細胞壁形成では二次壁新生面への成分供給に日周性が存在することが分かった。さらに、この日周性と環境因子との関連性についても明らかになってきた。しかし、現時点では未解明な点も多く残されている。例えば、細胞の水分状態（膨圧）と光のどちらが日周的な成分供給を制御する主要な因子であるかは不明瞭なままである。周期的に供給された成分がどのように細胞壁中に堆積し細胞壁が構築されるかについても不明であり、今後の研究が待たれるところである。そして、セルロースやヘミセルロースの生合成とそれらの細胞壁への放出（分泌）に関連する遺伝子発現や酵素活性について日周性に着目して解析することも、重要な課題であろう。このように、まだ解明すべき課題は多いが、さらに研究を進めることにより、木材細胞壁形成の日周性の仕組み

が明らかになるものと期待される。

## 謝 辞

本稿をまとめるに当たり、文部科学省テニユア・トラック普及・定着事業の助成を受けた。

## 文 献

- 1) Larson, P. R.: "The Vascular Cambium: Development and Structure", Springer-Verlag, Berlin, 1994.
- 2) Savidge, R. A.: *IWA J.* **17**, 269-310 (1996).
- 3) Plomion, C., Le Provost, G., Stokes, A.: *Plant Physiol.* **127**, 1513-1523 (2001).
- 4) Bobak, M., Necesyany, V.: *Biol. Plantarum* **9**, 195-201 (1967).
- 5) Hosoo, Y., Yoshida, M., Imai, T., Okuyama, T.: *Planta* **215**, 1006-1012 (2002).
- 6) Takabe, K., Fujita, M., Harada, H., Saiki, H.: *Mokuzai Gakkaishi* **27**, 813-820 (1981).
- 7) Terashima, N., Fukushima, K., Sano, Y., Takabe, K.: *Holzforschung* **42**, 347-350 (1988).
- 8) Donaldson, L. A.: *Wood Sci. Technol.* **25**, 15-24 (1991).
- 9) Fukushima, K., Terashima, N.: *Holzforschung* **45**, 87-94 (1991).
- 10) Baba, K., Sone, Y., Kaku, H., Misaki, A., Shibuya, N., Itoh, T.: *Holzforschung* **48**, 297-300 (1994).
- 11) Maeda, Y., Awano, T., Takabe, K., Fujita, M.: *Protoplasma* **213**, 148-156 (2000).
- 12) Kim, J. S., Awano, T., Yoshinaga, A., Takabe, K.: *Planta* **232**, 545-554 (2010).
- 13) Awano, T., Takabe, K., Fujita, M.: *Protoplasma* **202**, 213-222 (1998).
- 14) Kim, J. S., Awano, T., Yoshinaga, A., Takabe, K.: *Planta* **232**, 817-824 (2010).
- 15) Kim, J. S., Awano, T., Yoshinaga, A., Takabe, K.: *Planta* **233**, 721-735 (2011).
- 16) Arend, M.: *Tree Physiol.* **28**, 1263-1267 (2008).
- 17) Steven, W. M., Donaldson, L., Torr, K., Phillips, L., Flint, H., West, M., Timothy, J., Strabala, T. J., Wagner, A.: *Plant Physiol.* **150**, 573-583 (2009).
- 18) Kim, J. S., Awano, T., Yoshinaga, A., Takabe, K.: *Planta* **232**, 109-119 (2010).
- 19) Awano, T., Takabe, K., Fujita, M., Daniel, G.:

- Protoplasma* **212**, 72-79 (2000).
- 20) Sandquist, D., Filonova, L., von Schantz, L., Ohlin, M., Daniel, G. : *BioRes.* **5**, 796-807 (2010).
- 21) Hosoo, Y., Imai, T., Yoshida, M. : *Protoplasma* **229**, 11-19 (2006).
- 22) Fry, S. C. : *Physiol. Plantarum* **75**, 532-536 (1989).
- 23) Acebes, J. L., Moral, R., Zarra, I. : *Phytochemistry* **33**, 1343-1345 (1993).
- 24) Carpita, N. C., Gibeaut, D. M. : *Plant J.* **3**, 1-30 (1993).
- 25) Edashige, Y., Ishii, T., Hiroi, T., Fujii, T. : *Holzforschung* **49**, 197-202 (1995).
- 26) Dale, J. E. : *Plant Mol. Biol.* **39**, 267-295 (1988).
- 27) Gruissem, W. : *Cell* **56**, 161-170 (1989).
- 28) Halliday, K. J., Fankhauser, C. : *New Phytol.* **157**, 449-463 (2003).
- 29) Miyamoto, K., Ueda, J., Takeda, S., Ida, K., Hoson, T., Masuda, Y., Kamisaka, S. : *Physiol. Plantarum* **92**, 350-355 (1994).
- 30) Casal, J. J., Sánchez, R. A., Paganelli-Blau, A. R., Izaguirre, M. : *Physiol. Plantarum* **94**, 187-196 (1995).
- 31) Hosoo, Y., Yoshida, M., Imai, T., Okuyama, T. : *Holzforschung* **57**, 567-573 (2003).
- 32) Hosoo, Y., Yoshida, M., Imai, T., Okuyama, T. : *J. Wood Sci.* **51**, 323-327 (2005).
- 33) Richmond, T. A., Somerville, C. R. : *Plant Mol. Biol.* **47**, 131-143 (2001).
- 34) Hazen, S. P., Scott-Craig, J. S., Walton, J. D. : *Plant Physiol.* **128**, 336-340 (2002).
- 35) Dhugga, K. S., Barreiro, R., Whitten, B., Stecca, K., Hazebroek, J., Randhawa, G. S., Dolan, M., Kinney, A. J., Tomes, D., Nichols, S., Anderson, P. : *Science* **303**, 363-366 (2004).
- 36) Liepman, A. H., Wilkerson, C. G., Keegstra, K. : *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* **102**, 2221-2226 (2005).
- 37) Suzuki, S., Li, L., Sun, Y. H., Chiang, V. L. : *Plant Physiol.* **142**, 1233-1245 (2006).
- 38) Liepman, A. H., Nairn, C. J., Willats, W. G. T., Sorensen, I., Roberts, A. W., Keegstra, K. : *Plant Physiol.* **143**, 1881-1893 (2007).
- 39) van Erp, H., Walton, J. D. : *Planta* **229**, 885-897 (2009).
- 40) Kleczkowski, L. A. : *Phytochemistry* **37**, 1507-1515 (1994).
- 41) Amor, Y., Haigler, C. H., Johnson, S., Wain-scott, M., Delmer, D. P. : *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* **92**, 9353-9357 (1995).
- 42) Hertzberg, M., Aspeborg, H., Schrader, J., Andersson, A., Erlandsson, R., Blomqvist, K., Bhalerao, R., Uhlén, M., Teeri, T. T., Lundberg, J., Sundberg, B., Nilsson, P., Sandberg, G. : *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* **98**, 14732-14737 (2001).
- 43) Coleman, H. D., Canam, T., Kang, K. Y., Ellis, D. D., Mansfield, S. D. : *J. Exp. Bot.* **58**, 4257-4268 (2007).
- 44) Ciereszko, I., Johansson, H., Kleczkowski, L. A. : *Biochem. J.* **354**, 67-72 (2001).
- 45) Sun, Q., Yoda, K., Suzuki, M., Suzuki, H. : *J. Exp. Bot.* **54**, 1627-1635 (2003).
- 46) Sun, Q., Yoda, K., Suzuki, H. : *IAWA J.* **25**, 91-101 (2004).
- 47) Klepper, B., Browning, V. D., Taylor, H. M. : *Ecology* **45**, 149-155 (1971).
- 48) Molz, F. J., Klepper, B. : *Agron. J.* **65**, 469-473 (1973).
- 49) Zweifel, R., Item, H., Hasler, R. : *Tree Physiol.* **21**, 869-877 (2001).
- 50) Abe, H., Funada, R., Ohtani, J., Fukazawa, K. : *Ann. Bot.* **75**, 305-310 (1995).
- 51) Abe, H., Funada, R., Ohtani, J., Fukazawa, K. : *Trees* **11**, 328-332 (1997).
- 52) Okuyama, T., Yoshida, M., Yamamoto, H. : *Mokuzai Gakkaishi* **41**, 1070-1078 (1995).
- 53) Yoshida, M., Yamamoto, O., Okuyama, T. : *Holzforschung* **54**, 664-668 (2000).
- 54) Yoshida, M., Ikawa, M., Kaneda, K., Okuyama, T. : *J. Wood Sci.* **49**, 475-478 (2003).
- 55) Northcote, D. H., Davey, R., Lay, J. : *Planta* **178**, 353-366 (1989).
- 56) Hobbs, M. C., Delarge, M. H. P., Baydoun, E. A. H., Brett, C. T. : *Biochem. J.* **277**, 653-658 (1991).
- 57) Zhang, G. F., Staehelin, L. A. : *Plant Physiol.* **99**, 1070-1083 (1992).
- 58) Driouich, A., Faye, L., Staehelin, L. A. : *Trends Biochem. Sci.* **18**, 210-214 (1993).
- 59) Baydoun, E. A. H., Brett, C. T. : *J. Exp. Bot.* **48**, 1209-1214 (1997).



- 60) Samuels, A. L., Rensing, K. H., Douglas, C. J., Mansfield, S. D., Dharmawardhana, D. P., Ellis, B. E. : *Planta* **216**, 72-82 (2002).
- 61) Fricke, W., Jarvis, M. C., Brett, C. T. : *Plant Cell Environ.* **23**, 999-1003 (2000).
- 62) Proseus, T. E., Boyer, J. S. : *Ann. Bot.* **95**, 967-979 (2005).
- 63) Harmer, S. L., Hogenesch, J. B., Straume, M., Chang, H. S., Han, B., Zhu, T., Wang, X., Kreps, J. A., Kay, S. A. : *Science* **290**, 2110-2113 (2000).
- 64) Rogers, L. A., Dubos, C., Cullis, I. F., Surman, C., Poole, M., Willment, J., Mansfield, S. D., Campbell, M. M. : *J. Exp. Bot.* **56**, 1651-1663 (2005).
- 65) Solomon, O. L., Berger, D. K., Myburg, A. A. : *S. Afr. J. Bot.* **76**, 425-439 (2010).