



HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	北海道産広葉樹材のピスフレックの組織観察
Author(s)	石浜, 宣夫; ISHIHAMA, Nobuo; 深沢, 和三 他
Citation	北海道大学農学部 演習林研究報告, 50(2), 315-347
Issue Date	1993-11
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/21373
Type	departmental bulletin paper
File Information	50(2)_P315-347.pdf



北海道産広葉樹材のピスフレックの組織観察

石浜 宣夫* 深沢 和三* 大谷 諄*

Histological Observations on Pith Flecks of Some
Hardwoods in Hokkaido

by

Nobuo ISHIHAMA*, Kazumi FUKAZAWA* and Jun OHTANI*

要 旨

北海道産広葉樹材 20 樹種のピスフレックおよびその周辺組織について、光学顕微鏡による観察を行った。

観察の結果、木口面におけるピスフレックの形、ピスフレック構成細胞の形態やその内容物、ピスフレック周辺組織の放射方向および接線方向への組織の変化の状態などに、樹種的な違いが認められた。

木口面におけるピスフレックの形は潜孔虫の種類の違いと対応し、*Opostegoides* の場合は不整円形、半円形～半月形となり、*Phytobia* の場合は基本的に短冊形をしていた。一方、ピスフレック構成細胞の壁厚、およびピスフレック周辺組織の変化の状態は、潜孔虫の種類の違いと対応せず、樹種(特に属単位で)との対応を示した。これらの組織的変化の樹種との対応は、形成層潜孔虫によって引き起こされた傷害に対する反応の樹種特性の違いを示していると考えられた。

キーワード：ピスフレック, *Opostegoides*, *Phytobia*, 傷害組織, 傷害反応の樹種特性

目 次

I. 緒言	316
II. 材料と方法	317
III. 結果と考察	317
A. 木口面におけるピスフレックの形態	317
B. ピスフレックの組織	320

1993年3月31日受理 Received March 31, 1993

*北海道大学農学部森林科学科木材生物学講座

Laboratory of Wood Biology, Department of Forest Science, Faculty of Agriculture, Hokkaido University, Sapporo 060

1. ピスフレック構成細胞の形態	320
2. ピスフレック構成細胞の内容物	321
3. ピスフレックに存在するその他の物質	322
C. ピスフレック周辺の組織	323
1. 放射方向の組織の変化	323
a. 細胞配列の乱れ	323
b. 放射組織	325
c. 軸方向要素の細胞形態の変化	325
d. 細胞内この充填物質	326
e. その他の異常組織	326
2. 接線方向の組織の変化	327
a. ターミナル様組織	327
b. 細胞内この充填物質	328
c. その他の異常組織	328
IV. 総合考察	329
引用文献	332
Summary	334
Explanation of photographs	336

I. 緒 言

ピスフレックとは、「材に囲まれた不正常な(しばしば傷害による)柔組織の束で、縦の断面では木理に沿った筋として現れる。ふつつ形成層潜孔虫の幼虫が原因となって生ずる。」ものと定義されている¹⁾。ピスフレックは広葉樹材(特に散孔材の樹種)に多く存在し、その横断面での形状は肉眼的に見て接線方向に長い半円形、だ円形、三日月形で、普通褐色の斑点として認められる^{2,3)}。ピスフレックの存在は、木材を表面材として利用する場合には欠点とされるが^{4~6)}、材そのものの強度には影響しない²⁾。

KIENITZ(1883)⁷⁾によってピスフレックの成因が昆虫の幼虫の食害によることが判明して以来、現在に至るまでピスフレックに関する多くの研究がなされてきた。昆虫学的にはピスフレックの成因となっている形成層潜孔虫に関して分類や生態についての知見が蓄積された。その結果、形成層潜孔虫としてヒラタモグリガ科、ハモグリバエ科に属する一部の種類がその寄主とともに明らかにされた^{8,9)}。一方、木材組織学的にはピスフレックの発生する樹種^{10~12)}、形成層潜孔虫の幼虫の潜孔部位と潜孔周辺の組織の状態^{13~16)}、ピスフレックおよびその周辺組織の状態^{10,11,13~21)}、ピスフレックの樹幹内分布^{18,22~25)}に関して研究がなされてきた。これらの木材組織学的研究はピスフレックと形成層潜孔虫との間の密接な相関関係と同時に、樹木の傷害反応としてのピスフレックの特異性を明らかにしてきた。しかし、これらの研究の多くは国外でなされたものであり、わが国でなされたものは非常に少ない。

著者らは前に、北海道産広葉樹材のピスフレックの発生と形成層潜孔虫の種類に関する報告^{26,27)}を行い、ピスフレックとその周辺組織について若干の顕微鏡観察²⁶⁾を行った。本報では、

前報²⁷⁾でピスフレックを確認した北海道産広葉樹材 20 樹種のピスフレックおよびその周辺組織についての観察結果を報告する。本研究の目的は、北海道産広葉樹材 20 樹種のピスフレックの組織学的特徴を光学顕微鏡観察によって明らかにすることである。

本研究を進めるにあたり、北海道大学農学部森林科学科木材生物学講座の佐野雄三助手、船田 良助手からは多くの助言をいただいた。天塩地方演習林、苫小牧地方演習林の教職員諸氏には、試料採取の際に御協力いただいた。記して感謝の意を表する。

II. 材料と方法

野外調査の結果、ピスフレックの確認された北海道産広葉樹材 20 樹種について、ピスフレックおよびその周辺組織の光学顕微鏡観察を行った。供試木のデータを Table 1 に示す。供試木の胸高直径は約 1~7 cm であった。F.A.A. で固定されたこれらの材片(辺材外方部の試料)からスライディングミクロームで基本 3 断面の 10~15 μm 厚さの切片を作製し、サフラニン染色して光学顕微鏡で観察した。本研究では、特に肉眼的にみて大きなピスフレックおよびその周辺組織についての観察を行った。

III. 結果と考察

A. 木口面におけるピスフレックの形態

木口面におけるピスフレックの形態は、樹種間あるいは樹種内でも変化があると考えられたので、最初にその形態に一定の特徴が存在しているかどうかについて調べてみた。観察にあたっては、肉眼的にみて 1~数個の大きなピスフレックを含んだブロックを 1 樹種につき約 10 個用意した。これらから切片を作製することで、作製試料数による偏りを除去した。

このようにして作製した切片から、特に 1 年輪内において最も大きなピスフレックが出現する位置はほぼ樹種によって一定であるように思われた。そして、これらの 1 年輪内において最大かもしくはこれに準ずる程度の大きさをもったピスフレックの形には樹種によって一定の特徴があるように思われた。

はじめに、1 年輪内で最大もしくはそれに準ずるピスフレックが年輪の前半部(早材側)に位置するか、後半部(晩材側)に位置するかについての結果を述べる。年輪の前半部に存在していたのは、次の樹種である。オノエヤナギ、イヌコリヤナギ、サワグルミ、オニグルミ、ウダイカンバ、シラカンバ、ダケカンバ、エゾヤマザクラ、ミヤマザクラ、シウリザクラ、サンショウ。このうちイヌコリヤナギでは、年輪の後半部にも大きなピスフレックが存在していた。そして上記の樹種を除いた他のすべての樹種では、大きなピスフレックは年輪の後半部に位置していた。

次にこれらの肉眼的にみて大きなピスフレックがどのような形をしているのかについて調べた結果を述べる。ピスフレックの木口面の形について記述された以前の文献には、潜孔虫の

Table 1. Description of sample trees

Species	Location*	D.B.H. (cm)	Date of felling
<i>Salix hultenii</i> var. <i>angustifolia</i>	To	2.7	29 May 1990
	To	2.3	30 May 1990
	To	1.6	8 Jun. 1990
<i>Salix sachalinensis</i>	Te	4.8	5 Jul. 1990
<i>Salix integra</i>	To	2.6	15 Jun. 1990
<i>Pterocarya rhoifolia</i>	K	3.3	3 Jun. 1990
<i>Juglans ailanthifolia</i>	Te	4.3	6 Jul. 1990
<i>Carpinus cordata</i>	To	6.5	30 May 1990
<i>Ostrya japonica</i>	To	7.0	5 Sep. 1990
<i>Betula maximowicziana</i>	Te	5.5	5 Jul. 1990
<i>Betula platyphylla</i> var. <i>japonica</i>	Te	5.0	5 Jul. 1990
<i>Betula ermanii</i>	Te	4.5	5 Jul. 1990
<i>Alnus hirsuta</i>	Sa	3.3	9 Sep. 1990
<i>Prunus sargentii</i>	To	1.8	29 May 1990
<i>Prunus maximowiczii</i>	To	2.5	30 May 1990
	To	2.0	8 Jun. 1990
<i>Prunus ssiori</i>	To	2.5	30 May 1990
<i>Zanthoxylum piperitum</i>	Si	2.0	30 Apr. 1990
<i>Acer japonicum</i>	Sa	5.0	12 Nov. 1990
<i>Acer mono</i>	To	3.2	29 May 1990
	Te	4.0	5 Jul. 1990
<i>Vitis coignetiae</i>	Sa	3.3	12 Nov. 1990
<i>Fraxinus mandshurica</i> var. <i>japonica</i>	To	3.0	15 Jun. 1990
	Te	5.0	6 Jul. 1990
<i>Viburnum furcatum</i>	Sa	2.2	9 Sep. 1990
	Sa	1.2	12 Nov. 1990

* : Abbreviations of location are as follow.

To : Tomakomai Experimental Forest of Hokkaido University

Te : Teshio Experimental Forest of Hokkaido University

K : Kaminokuni, Hiyama, Si : Shizunai, Hidaka, Sa : Sapporo

種類の違いによってそれが変化することを示したものがある^{16,24,28)}。このことから前報の結果に基づいて、潜孔虫の種類の違いに留意して観察を行った。樹種と潜孔虫との対応は Table 2 に記されている。この結果、潜孔虫が *Phytobia* と推定された樹種のピスフレックは、すべて短冊形をしていることがわかった (Photo 1)。ただしヤナギ科の樹種ではやや樹皮側へ膨らんだ形となる傾向があり、半月形に近くなることがあった (Photo 2)。これに対して、潜孔虫が *Opostegoides* と推定されたもののうち、カバノキ属 3 種では不整円形～半円形のピスフレックが観察された (Photo 3)。クルミ科の 2 種では半月形のピスフレックが観察された (Photo 4)。以上の結果から、木口面でのピスフレックの形は、潜孔虫の種類の違いに対応しているものと推察される。潜孔虫の種類の推定不明な樹種では、ヤマブドウ (Photo 5)、オオカメノキで短冊形、

Table 2. The anatomical features on pith flecks and their surrounding tissue

Species	Insect*	Cell wall thickness**	The tissue surrounding pith fleck***	
			Radial direction	Tangential direction
<i>Salix hultenii</i> var. <i>angustifolia</i>	(<i>Phytobia</i>)	thin	+	+
<i>Salix sachalinensis</i>	(<i>Phytobia</i>)	thin	+	+
<i>Salix integra</i>	(<i>Phytobia</i>)	thin	+	+
<i>Pterocarya rhoifolia</i>	<i>Opostegoides</i>	thin	+	++
<i>Juglans ailanthifolia</i>	<i>Opostegoides</i>	thin	++	-
<i>Carpinus cordata</i>	(<i>Phytobia</i>)	moderate	-	++
<i>Ostrya japonica</i>	(<i>Phytobia</i>)	moderate	-	++
<i>Betula maximowicziana</i>	(<i>Opostegoides</i>)	thick	++	++
<i>Betula platyphylla</i> var. <i>japonica</i>	(<i>Opostegoides</i>)	thick	++	++
<i>Betula ermanii</i>	(<i>Opostegoides</i>)	thick	++	++
<i>Alnus hirsuta</i>	(<i>Phytobia</i>)	moderate	+	++
<i>Prunus sargentii</i>	(<i>Phytobia</i>)	moderate	-	-
<i>Prunus maximowiczii</i>	<i>Phytobia</i>	moderate	-	-
<i>Prunus ssiori</i>	<i>Phytobia</i>	moderate	-	-
<i>Zanthoxylum piperitum</i>	(<i>Phytobia</i>)	thin	-	-
<i>Acer japonicum</i>	(<i>Phytobia</i>)	moderate	++	-
<i>Acer mono</i>	(<i>Phytobia</i>)	moderate	++	-
<i>Vitis coignetiae</i>	unknown	moderate	+	-
<i>Fraxinus mandshurica</i> var. <i>japonica</i>	unknown	moderate	-	-
<i>Viburnum furcatum</i>	unknown	moderate	-	-

* : Insect genus in parentheses was deduced from the larval gallery patterns²⁷⁾.

** : The parenchymatous cells composing pith fleck were generally divided into three types on the basis of their cell wall thickness.

*** : Radial direction shows the degrees of disorganization of cell arrangement in adjacent tissue (bark side) of pith fleck. Tangential direction shows the occurrence and grades of the terminal-like tissue. - : little or none, + : slight, ++ : severe.

ヤチダモ (Photo 6) で不整円形のビスフレックが観察された。このうちヤチダモのビスフレックは他の樹種に比べて非常に小さく (大きいものでも 0.3~0.4 mm), 特異なものであった。これらの結果から, 肉眼的に認められるビスフレックを, その形に基づいて *Opostegoides* によるものか, *Phytobia* によるものかを便宜的に区別することが可能かもしれない。

本研究では, 肉眼的にみて大きなビスフレックについての観察を行った。これらが潜孔虫の食害によって形成されたものとすれば, それがある程度は潜孔虫の大きさを反映しているものと考えすることは不自然ではないだろう。そう考えると, このような1年輪内において比較的決まった場所に出現する大きなビスフレックは, かなり成熟した段階の幼虫によるものと解釈することができる。ビスフレックの木口面における形態について, 今後はこのような点も考慮して, 大きさの小さいビスフレックも含めた統一的な理解を得るための研究が必要とされよう。

B. ビスフレックの組織

1. ビスフレック構成細胞の形態

ビスフレック構成細胞の形や大きさは、同一樹種内でも変化に富んでいた。ビスフレック構成細胞の形は、木口面ではその断面で一般的に多角形状であるが、やや丸みをおびたものや細長いものなど非常に変化がある。これらは傷害柔細胞であると考えられ、ビスフレックを一樣に充填していた。これらの細胞の壁厚については、薄壁のものから厚壁のものまで見られ、特に厚壁のものはスクレイドとみなされた。そしてこれらの中には、多数の壁孔をもつものがみられた。

観察の結果、これらの細胞の形態やその存在状態には樹種的な違いがあると考えられた。特に、ビスフレックを構成している細胞の壁厚については顕著な違いが認められた。ヤナギ科、クルミ科の各樹種(Photo 7) およびサンショウ(Photo 10)では主として薄壁の細胞から構成されていた。カバノキ属の3種では非常に厚壁の細胞が出現した(Photo 8)。これらの細胞はスクレイドと考えられ、その壁は多層構造をしていることがわかる。また、壁には非常に多数の壁孔を持つものがあった。これらの壁孔の中には、分岐壁孔も認められた。このような非常に顕著に肥厚した細胞は他の樹種においては観察されず、これら3樹種の特徴となっていた。カバノキ属3種には、このような顕著に壁の肥厚した細胞の他にやや壁の薄くなったものも見られた。しかし、その構成細胞の大部分は、顕著に壁の肥厚したタイプの細胞からなっていた。以上の樹種を除いた残りの樹種のビスフレック構成細胞は、一概に、薄壁であるとも厚壁であるとも言えなかった。したがって、これらの樹種については、便宜的に中庸な壁をもつものとした。いくつかの例を写真に示す。アサダおよびイタヤカエデ(Photo 9)では、かなり厚壁なものそれらよりやや壁の薄いものが混在している。特に厚壁なものでは、カバノキ属の樹種で見られたように多数の壁孔が存在し、分岐壁孔も認められた。ミヤマザクラ(Photo 11)では、その形に変化があるものの、断面で見ても非常に丸みをおびた細胞から構成されていた。木口面、接線面のいずれにおいても同様な状態が観察されたことから、これらは球形に近い形をしているものと思われる。また、これらの細胞の大きさが比較的揃っていること、壁の厚さはほぼ一様に中庸であることもこの樹種の特徴であると思われる。サクラ属ではエゾヤマザクラもこれと同じ特徴を示した。しかし、シウリザクラ(Photo 12)ではやや違っておりビスフレックの内部にかなり大きな内容物を持たない柔細胞が現れた。ただしこの点を除けば、基本的な特徴は一致していることから、特に、細胞が丸みをおびていることと壁の厚さはほぼ一様に中庸であることはサクラ属の特徴ではないかと思われる。壁の厚さが中庸であるとしたものの内、以上の樹種は潜孔虫が *Phytobia* とされたものであった。潜孔虫による影響についても考慮するために、潜孔虫が不明としたもののビスフレックについても写真をあげておく。ヤマブドウ(Photo 13)、オオカメノキのビスフレック構成細胞の壁厚もほぼ中庸であるとみなされた。しかし、これらの細胞の中になんか厚壁なものがあるときは、先に記したアサダや

イタヤカエデの結果と同様である。以上の結果を Table 2 にまとめた。

2. ビスフレック構成細胞の内容物

ビスフレックの構成細胞中には、何らかの物質が存在している場合があった。これらの物質は周辺の放射組織と関連して、ビスフレックの傷害柔細胞中に形成されたものと考えられる。したがって、これらの物質は幼虫による傷害に対する樹木の生理的反応の結果生じたものであろう。その性状を観察することで、傷害の際に生じた柔細胞の細胞活性の変化を推定できるかもしれない。また、これらの内容物の中には、その後の樹木の生長にとって何らかの役割を果たしてきたものが存在するかもしれない。つまり、傷害の後の急激な細胞増殖に必要とされた物質の単なる代謝産物としてのみならず、その後の樹木生長の上でビスフレックの組織が何らかの役割を果たしてきた結果生じたものかもしれない。ビスフレックを構成する細胞が柔細胞であることを考慮すれば、この推測もあながち否定できない。また、傷害に対する影響を効果的に遮断するために分泌された防御物質の存在も考えられる。以上の推測を明らかにするためには、まずこれらの物質についてその存在状態や性状を知る必要がある。この点から、本研究では各樹種のビスフレック構成細胞内にどのような物質が認められるのかを観察した。

内容物の性状や存在状態は、樹種によって大きく異なっていた。ヤナギ科やクルミ科では一般にあまり内容物が存在せずときどき澱粉粒が見られた(Photo 14 矢印)。ヤナギ科では特にビスフレックの樹皮側の放射組織およびそれと隣接しているビスフレックの細胞内においてサフラニンに強く染色される物質の充填が観察された(Photo 2)。サンショウでは澱粉粒が多数存在していた(Photo 10 矢印)。このような澱粉粒は、その量の差はあってもたいていの樹種のビスフレックに存在するようである。カバノキ属の3種では、細胞の内部がサフラニンで強く染色される物質によって充填されるのが比較的顕著であった(Photo 8 小矢印)。しかし、澱粉粒のみをもつものや内容物をもたないと思われるものも存在した。カバノキ科の他の樹種やカエデ科(Photo 9)の樹種においても同様であったが、サフラニンで強く染色される充填物質をもつ細胞(比較的厚壁なもの)が少なく、またそれらは散在していることが多い点で異なっていた。細胞の内部を充填しているこのような物質はヤマブドウ(Photo 13 矢印)、オオカメノキにも見られた。サクラ属のエゾヤマザクラ、ミヤマザクラではビスフレックの細胞がサフラニンで強く染色される物質によって一様に充填されているのが観察された(Photo 11 小矢印)。この2樹種では、これらの物質によってほぼすべての細胞内が充填されている点で非常に特徴的であった。これらの物質が周辺に存在しているゴム様物質と関連があるかどうかは興味深い問題であろう。

以上の結果から、ビスフレック構成細胞に含まれる物質は、樹種によってその性状や存在状態の異なることが明らかである。そして、これらの物質の蓄積は周辺の放射組織にも見られることがあった。このことから、今後は周辺の放射組織に存在する物質も含めたより詳細な組織化学的研究が必要とされよう。

3. ビスフレックに存在するその他の物質

ビスフレック構成細胞とその内容物を除いて、ビスフレックに存在している物質についても観察を行った。その結果、ビスフレックやビスフレックと隣接組織の境界に、サフラニンで強く染色される物質の存在が認められた。これらは、その形状から、隔壁状のものと不定形の塊となって認められるものの2種類に分けられた。

このうち隔壁状のものはすべてのビスフレックに存在していた。これらは、顕著さの程度に変化があるが、木口面でみると特にビスフレック周辺部の組織との間をビスフレックを取り囲むように存在していることが多かった(Photo 16 矢印)。多くのもので、これらはビスフレックの樹皮側よりも髄側において特に顕著な隔壁状を呈していた。また、これらはときどきビスフレックの構成細胞間に隔壁状に存在していた。接線面や柾目面での観察から、これらの構造は軸方向に連続しており、特にビスフレックの髄側において正常組織との間にシャープな境界をなしていることが明らかであった(Photo 17 矢印)。この隔壁状物質の由来やその性状は不明であるが、何らかの堆積物であるようにも見える。しかし、明らかな層状構造は認められない。この物質の存在については多くの研究者によって認められている^{10,13,14,16~19}。BROWN¹⁰は、これを細胞の残渣と幼虫の排せつ物と考えた。伊東¹⁶は、これを幼虫の排せつ物ではなく形成層潜孔虫によって食害された細胞の残りであるとした。しかし、いずれの見解も決して推測の域を出ていない。本研究においてもその由来については決定的なものを見出し得なかった。しかし、以上の見解の他に、この物質は樹木によって生産されたものとも考えることもできないであろうか。例えば、傷害による刺激によって、幼虫の作った孔道に面した(あるいは隣接した)柔細胞(特に放射柔細胞)からこのような物質が分泌され堆積した可能性もあるかもしれない。ミヤマザクラやエゾヤマザクラでは、このような隔壁状の物質(Photo 11 大矢印)とゴム様物質(Photo 11G)は非常に似たものかあるいは同じ物ではないかとさえ考えられる。もし、この物質が細胞の破片や幼虫由来の物であるなら、それらが孔道の壁面の特に内側には比較的緊密に隙間なく塗り付けられたことになり、その際の幼虫の行動には興味深いものがある。また、その由来がどのようなものであるにせよ、結果としてこの物質が何らかの役割を果たしているかもしれないことは留意すべきであろう。例えば、この隔壁状物質の存在で、傷害による影響が遮断されるか緩和されることが考えられる。結果として、幼虫による傷害はマイルドなものとなり樹木の生長に対する負の影響を弱めるだろう。そのことは、形成層を食する幼虫にとっても重要な意味を持つであろう。幼虫にとっては、摂食するための適度な広さの形成層が必要なのは必ずであり、樹木の活動性が停滞してしまうのは好ましくないと考えられるからである。

いずれにせよ、この隔壁状物質の存在はビスフレックに特異的なものと考えられ、その構造、由来、機能についてさらなる考察が必要とされよう。

ビスフレックに不定形の塊となって存在している物質は、カバノキ属3種(Photo 3 小矢印, Photo 8 大矢印)とクルミ科の2種(Photo 7 矢印)に認められた。特にカバノキ属では大き

く顕著であり、ほとんどのビスフレックに見られた。これらの物質は、サフラニンで強く染色される点で、隔壁状の物質と似ている。そして、同様に何らかの堆積物のように見える。隔壁状の物質と異なるのは、その形状と存在部位であろう。木口面でみると、これらの塊は不定形で、かなりの厚さとなっているのが認められ、ビスフレックの構成細胞に取り囲まれた状態で存在している。また、カバノキ属3種の場合には、接線面および柎目面で軸方向に連なった状態で観察された(Photo 15 矢印)。

この物質について、伊東¹⁶⁾はシラカンバのビスフレックについて調べた結果、幼虫の糞であると結論した。また、伊東¹⁶⁾は、これが *Opostegoides* によるビスフレックの特徴であるとしている。本研究で扱ったカバノキ属3種およびクルミ科2種のビスフレックも同様に *Opostegoides* の潜孔によるものであった。このことから、現在のところこのような塊状のものの存在は、*Opostegoides* によるビスフレックの特徴とみなしてもよいと思われる。しかし、クルミ科2種ではこれが存在する場合でも比較的軽微なものであり、切片上にはっきりと認められないこともしばしばあった。南米の *Opostegoides atrata* DAVIS によって形成されたビスフレックの場合にも、同様なことが言えそうである¹⁹⁾。このような違いは、同じ *Opostegoides* であってもその種類により糞の排せつ状態が異なるためかもしれない。伊東¹⁶⁾は、ミノドヒラタモグリガ *Opostegoides minodensis* KUROKO の糞の排せつ習性に特徴があること、そしてこれが原因でビスフレックの内部に特徴的な糞の塊が現れることを記している。

この塊状の物質の由来、その構造、化学的性質については、さらに研究を行う必要がある。また、この物質が極めて自然にビスフレックに取り込まれている点も注意すべきである。このことは、通常の状態では、この物質の存在は、ビスフレックの傷害柔細胞の分裂を妨げないということを示している。

C. ビスフレック周辺の組織

1. 放射方向の組織の変化

a. 細胞配列の乱れ

ビスフレックの周辺部では、その半径方向の外側に細胞の配向の乱れがしばしば観察された。そして、この配向の乱れの程度は、樹種によって異なっていた。特に乱れが顕著なものは、渦巻状組織として認められた。WLOCH (1976) は *Picea excelsa* の瘤で同様な渦巻状組織を観察し、このような細胞の配列を whirled cell arrangement²⁹⁾ と記述している。これらの配向の乱れの程度を、ほとんどないもの、弱いもの、強いものに便宜的に区分して示したのが Table 2 である。配向の乱れが強いとされた樹種のうち、クルミ科のオニグルミ、カバノキ科のシラカンバ、ダケカンバ、カエデ科のハウチワカエデ、イタヤカエデで渦巻状組織の出現が顕著に認められた。渦巻状組織では、一般的に、接線面に平行に軸方向要素が配列し(Photo 16, 17)、それらが渦巻状になっているのが認められる(Photo 18, 19, 20)。したがって、木口および柎目面で

は細胞配列の類似性が認められる。この点で、この組織は全く方向性を失っているのではなく、接線面上においてのみ方向性を失っていることがわかる。接線面で渦巻状組織を観察すると、これらの渦巻状になっている部分は、道管、木繊維、軸方向柔細胞のような軸方向要素から構成されていることがわかる(Photo 18)。そして、放射組織は正常なものに比べて著しく細胞高を減じて小さくなり、紡錘形ではない異形のもの多数出現する。これらの放射組織の存在が、渦巻の中心に認められることも多かった(Photo 19)。道管には道管要素長の短いものが出現し、それらが放射壁で連なって激しい屈曲を示すことがあった(Photo 19, 20)。道管のなかには接線面で見ると、木口面に見られるように円形に認められるものもあった(Photo 18 矢印)。このような状態の道管が存在することから、ある場合には放射方向への道管の屈曲も生じているのかもしれない。しかし、柎目面で見るとこのような例がはっきりと確認できないことから、これらの道管は多少放射方向への傾きを示すが、全体としては、接線面において屈曲しているものの一断面なのではないだろうか。木繊維には、枝分かれしたものや曲がった形のものが存在した(Photo 18, 19, 20)。

これらの渦巻状組織の発生する原因については、まだよくわからない。しかし、通常は、これらの組織も正常な組織へと移行していくと考えられる。伊東¹⁶⁾は渦巻状組織の発生原因を、ピスフレック内に残された幼虫の糞(この場合は *Opostegoides*)が、師部側へ押しやられる結果であるとした。しかし、今回観察した樹種のなかにはカエデ科の樹種のように、*Phytobia* が潜孔虫でありピスフレック内に明らかな塊状の糞を残さないと考えられるものも含まれている。また、潜孔虫が *Opostegoides* でありピスフレック内部がほぼ同じ状態のクルミ科2種で、渦巻状組織の出現の傾向が違うことも無視できない。これらのことから、糞の移動によって生じる形成層側からの細胞分裂に対する障害が、渦巻状組織の発達を促すという考え方はあまり妥当ではない。一方、ALONI & WOLF³⁰⁾, LIPHSCHITZ & MENDEL³¹⁾, MADAR & LIPHSCHITZ³²⁾ は曲がった形の道管や仮道管の出現は、オーキシンの輸送の極性流動が何らかの原因で中断された結果ループ状になるために起こるとしている。この説は、そのメカニズムについて一応の解答を与えているが、実際にその過程が証明されたわけではない。以上の点から、渦巻状組織の形成については、さらに多くの視点から原因を追求していかねばならないだろう。特にその構造については、より緻密な観察が必要であると思われる。例えば、渦巻状組織内の放射組織の異常性も、この発生と関わっているのかもしれない。また、本研究で明らかにされたように、樹種によってその発生の傾向が異なることも留意されるべきであろう。

なお、Table 2 において配向の乱れがほとんどないとしたサワシバ、ミヤマザクラでも、まれに規模の小さい渦巻状組織が存在していた。また、配向の乱れが弱いとしたものでは渦巻状組織の認められなかった樹種も含まれる。これらでは、ピスフレックの樹皮側の隣接組織において多少配向の乱れが存在する程度であった。例えばケヤマハンノキの場合の配向の乱れは、放射組織の方向性の乱れとして認められる程度であった。その他、配向の乱れとは言えないが、

サクラ属の3樹種でピスフレックの樹皮側の周辺組織に道管が接線状に配列する例がしばしば見られた(Photo 21)。

b. 放射組織

放射組織の幅、高さ、頻度がピスフレックの周辺部で増加するという報告が、フィンランド産のカバノキ属2種について報告されている²⁰⁾。木口面でピスフレック周辺を観察したところ、放射組織が特に増加しているとは考えられなかった。また、高さの増加については、ピスフレックの樹皮側の渦巻状組織内の放射組織のように高さを減じているものも存在していた。放射組織の幅については、ほとんどのピスフレックの樹皮側の隣接組織で増加しているのが観察された。本研究における観察と BHAT²⁰⁾ による研究結果との違いが生じた原因は、おそらくその観察部位にあると思われる。BHAT²⁰⁾ は、おそらくピスフレックの樹皮側のほとんどピスフレックに接する程の近さの隣接組織で、接線面の切片を取り測定に用いたものと考えられる。本研究では測定は行わなかったが、ピスフレックの樹皮側の周辺組織からピスフレック内部に至るまでの接線面連続切片を一部の樹種について作製し観察を行った。その結果、ピスフレックの樹皮側の隣接組織のピスフレックと接する程の近さの部分では、ピスフレックより派生したばかりの放射組織に、顕著な幅および高さの増加を認めた。しかし、これらを正常な放射組織として扱うかどうかは問題がある。これらの構成細胞は、正常な放射組織のものというより、むしろピスフレックの構成細胞と同様な特徴を示していた。以上の点から、今後、この問題を明らかにするためには、連続的な接線面の切片を用意して、ピスフレックからの距離に留意しながら測定、観察を行う必要があると考えられる。

c. 軸方向要素の細胞形態の変化

ピスフレック周辺部における軸方向要素の変化については、渦巻状組織の説明のところ(C. 1.a)でも述べた。その特徴は次の2点であった。木繊維では枝分かれしたものや、曲がった形のもが存在する。道管には、道管要素長の短いものが現れ、それらが放射壁でつらなって激しい屈曲を示すことがある。これらの特徴は、その傾向が著しく弱くなっているものの、顕著な渦巻状組織をもたない樹種についても観察された。サワグルミでは、ピスフレックの樹皮側の隣接組織に弱い配向の乱れが見られ、そこには道管要素長の短いやや屈曲した道管が観察された(Photo 22)。ミヤマザクラでは、ピスフレックの樹皮側の隣接組織に道管要素長の短い道管が観察された(Photo 23)。また、軸方向柔細胞ストランドの曲がっているものが観察された。以上の結果から、このような細胞形態の変化は、程度の差こそあれほとんどのピスフレックの樹皮側の隣接組織において生じているものと思われる。GREGORY & WALLNER¹⁴⁾ は、サトウカエデの *Phytobia setosa* によるピスフレックについて、異常な軸方向要素がその形成層側で柾目面において普通にみられると記し、曲がった形をした軸方向柔細胞の写真を示している。BHAT³³⁾ は *Grewia tilifolia* の何らかの昆虫による傷害によって生じた波状木理を観察し、放射壁で側面的につらなって斜走している道管を報告した。この報告では、道管要素長について何

もふれていないが、その写真から道管要素長の短い異常に屈曲した道管の存在が明らかである。これらの異常な軸方向要素の形成のメカニズムは、おそらく渦巻状組織の形成と同様であると考えられる。しかし、本研究の結果から示されたように、その配向の乱れが特に接線面において顕著であることは注目してよいだろう。ピスフレックの樹皮側の周辺組織におけるこれらの細胞形態の変化や配向の乱れについては、傷害による影響が形成層始原細胞にしばらくの間残っていることが大きな原因と考えられる。したがって、今後はこのような観点からピスフレック形成後の正常組織への回復過程を研究する必要があるだろう。

d. 細胞内こうの充填物質

ピスフレック周辺の組織には、樹種によりチロースやゴム様物質などの充填物が存在していることがあった。ヤナギ科の樹種やクルミ科の樹種ではピスフレック周辺部の道管内こうにチロースの存在しているものがあった。これらは木口面で、膜状(Photo 2 T)あるいは隔壁状(Photo 14 T)をしているのが認められた。その出現は、ピスフレック周辺部の樹皮側、髓側のどちら側の道管にも認められたが、ピスフレックの髓側の隣接組織に見られることが多かった。ヤナギ属、カバノキ属、サクラ属では道管と木繊維内こうに、ゴム様物質の発達していることがあった(Photo 11 G, Photo 23 G)。これらのチロースやゴム様物質の発達は、ピスフレック周辺部の柔細胞やピスフレックを構成している傷害柔細胞の活動の結果生じたものと考えられる。しかし、その形成についての観察はなされていない。伊東¹⁹⁾はシラカンバで、木繊維や道管の内こうに充填物質が存在することを報告している。本研究の観察結果では、これらの充填物質はすべてのピスフレックの周辺組織に存在するものではなく、一般に、少数のピスフレックの周辺組織に見られるだけであった。そして、ある場合には、非常に顕著に観察された。このことから、これらの充填物質の形成は通常は行われず、何らかの条件が加わった時にピスフレックの周辺部に形成されるのではないかと考えられる。これらの充填物質が特に顕著にピスフレックの周辺部に出現しているような場合は、幼虫による傷害とともに何か他の条件が作用したものではないだろうか。現在のところ、その形成および樹体内での役割については、はっきりしたことはわからない。これらの構造が、幼虫による傷害が原因で生じたものとするれば、その構造についても注意する必要があるだろう。このような傷害によって生じたチロースは、正常のものとも異なる可能性がある。

e. その他の異常組織

その他の構造として細胞間隙様構造が認められた。ヤナギ科では、顕著な細胞間隙様構造がピスフレックの髓側および接線方向の周辺組織に出現することがあった。これらの中には道管と同じくらいの径の空隙となっているものもあった(Photo 24)。また、これらの細胞間隙様構造を観察すると、やや薄い壁を持っているようであった。その形は木口面では、波うった円形をしており特徴的であった。これらの構造はその存在部位と形状から、形成中の道管が傷害による影響で壁の肥厚を完了しない状態のまま、組織中に取り残された結果生じたものと解釈

される。しかし、その構造がどのようなものなのかは明らかではない。

小さい細胞間隙様構造は、ピスフレックの髄側のピスフレックと周辺組織との境界部にしばしば存在していることがあった。このような例としてヤマブドウに観察されたものを示す (Photo 25 矢印)。このような細胞間隙様構造は、その存在部位と形状から、幼虫によって食害された孔道の内壁 (髄側) と幼虫による傷害後に形成された隔壁状物質との間に隙間が生じることによって形成されるのであろう。しかし、この確認のためには、その構造の詳細な観察や、幼虫によって形成された空隙状態の孔道の観察が必要である。特に、隔壁状物質の形成については、十分に留意されねばならない。

2. 接線方向の組織の変化

a. ターミナル様組織

接線方向の組織の変化で最も顕著なものは、木口面で見て年輪のターミナル部に似た組織、すなわち放射径の小さな細胞群からなる接線方向の帯状組織の出現であった。このような組織を、ここでは便宜上ターミナル様組織と記す。ターミナル様組織は、ヤナギ科、カバノキ科 (Photo 3 大矢印) の各樹種およびクルミ科のサワグルミ (Photo 4 矢印) で主に観察された。これ以外の樹種では、カエデ科のイタヤカエデで1例のみ観察されたのとサンショウの晩材部に存在する小さいピスフレックについて観察されただけであった。しかし、その出現は年輪幅、ピスフレックの年輪内での位置、潜孔虫による加害木の状態などに影響されることも考えられる。この点から、今後は小さいピスフレックも含めて以上の影響を考慮した観察を行う必要があるであろう。観察結果は Table 2 にまとめた。この結果からカバノキ科 (Photo 26) の各樹種とクルミ科のサワグルミでは、顕著なターミナル様組織が多く出現していることがわかる。ヤナギ科 (Photo 27) の3種では弱いターミナル様組織がときどき観察された。これらの内、カバノキ科のケヤマハンノキでは、ターミナル様組織がピスフレックの樹皮側の周辺組織に遅れて出現するのが観察された。他の樹種ではピスフレックの接線方向両端からターミナル様組織が生じていたことから、これが一般的な性状なのかどうかは、今後さらに検討してみる必要があるかもしれない。

これらのターミナル様組織は、一般にピスフレックから接線方向へあまり延長されていくことはなく、徐々に正常組織へ移行する。したがって一般的に知られる偽年輪のターミナル様組織とは、この点で大きく異なる。これらのターミナル様組織の髄側への組織の変化は比較的緩慢であり、これに対して樹皮側への変化は急なものもあった。ターミナル様組織では、木繊維などの放射径が小さくなり木口面で偏平な形をしていた。しかし、これらは正常年輪のターミナル部ほど偏平ではなかった。また、ターミナル様組織を構成している放射方向の細胞数は、正常年輪のターミナル部よりも多かった。ヤナギ科、カバノキ科で軸方向柔細胞がターミナル状に配列するものでは、ターミナル様組織にこのような構造が存在しないので正常年輪ターミナル部との区別は容易であった。

偽年輪の形成は、一般に不利な環境条件によって引き起こされ、形成層の活動性の低下がその原因とされている³⁾。その点から考えると、形成層潜孔虫の活動によってピスフレックに対応する部分の形成層帯が破壊され、この影響がさらに接線方向に拡大し、ターミナル様組織の形成が引き起こされると考えられる。しかし、Table 2 に示したようにターミナル様組織の出現と顕著さの程度には、樹種により差があった。どの樹種でも同じように形成層帯が攻撃されているという仮定に基づけば、このような差が存在することは、樹種によって形成層への傷害に対する反応が異なる可能性を示しているものと思われる。一方、形成層潜孔虫にとっても樹木の生長が停滞してしまうのは好ましくないはずである。ターミナル様組織の発生がピスフレック周辺部に比較的限定される傾向があることや、ターミナル様組織の変化の急なものが見られることは、接線方向へ隣接した形成層帯へのダメージが最低限におさえられ、形成層活動が正常なレベルへと迅速に復帰することを意味すると思われる。しかし、これを証明するためには、ターミナル様組織が形成される時期の始原細胞の状態や、ターミナル様組織の形成されている期間について研究される必要があると思われる。また、形成層潜孔虫の潜孔部位について、樹種および潜孔虫の種類ごとに明らかにしておくことが必要であろう。

b. 細胞内こうの充填物質

細胞内こうへの物質の充填は、ピスフレックの接線方向の周辺組織に生じていることもあった。1例としてイヌコリヤナギ(Photo 28 矢印)におけるチロースの出現を示した。これらのチロースはピスフレックの髄側の周辺組織において生じていた影響が、さらに接線方向の周辺組織まで及ぶことによって出現したものと考えられた。これらの充填物の性状は、C.1.d. で述べたので省略する。一般に、ピスフレックの接線方向の周辺組織に物質の充填が見られるときは、ピスフレックの髄側および樹皮側の周辺組織にも充填物質が存在しているようである。

c. その他の異常組織

その他に観察されたものとして、オノエヤナギで異常な形の柔細胞が認められた(Photo 29 小矢印, Photo 30 小矢印)。これは、オノエヤナギのピスフレックの非常に弱いターミナル様組織に認められたものである。同時に、細胞間隙様構造も存在しているのがわかる(Photo 29 大矢印, Photo 30 大矢印)。この柔細胞の径は大きく異常な形をしており、その存在状態が孤立的で特異であった。そして、この柔細胞の周辺に見られる細胞間隙様構造は道管への移行途中の形態を有しているように見える。以上の点から、この異常な形をした柔細胞はこれらの細胞間隙様構造への移行形態なのかもしれない。

次に接線方向への影響が軸方向の上下にどのような変化を与えているのかについて断片的に観察した結果を述べる。まずウダイカンバの *Opostegoides* によるピスフレックについて、軸方向に連続した木口面切片を作製した。この潜孔虫の潜孔痕は、ループ状であることが知られており、木口面切片でもそれに対応した形でピスフレックが出現した。つまり、軸方向の変化を追うと最初同一個体の2個のピスフレックが出現し、やがて転回点でそれらは1個のピスフ

レックとなった(Photo 31)。特に軸方向への影響を見るために、さらにこの転回点の軸方向への延長部分(ここにはピスフレックは存在しない)を観察した。この結果、ピスフレックに生じていたターミナル様組織はピスフレックの末端より上(または下)のピスフレックの存在しない部位にも現れていた(Photo 32)。このことからターミナル様組織の影響は、樹木の上下方向へも現れることが明らかである。ただし、軸方向にどの程度まで影響するのかは明らかではない。なお、ピスフレックの存在していた部分についても、その軸方向への影響を同様にして観察した。その結果、軸方向への影響は、細胞の配列の乱れとして認められた。この部分では柔細胞が断片的な塊として認められることがあった(Photo 33)。

IV. 総合考察

III章においてピスフレックおよびその周辺組織についての観察結果を述べてきた。これらの知見についての考察は、各節中の項目ごとに個別に議論されている。しかし、それぞれの結果を全く個別に考察しただけでは、ピスフレックについての本当の理解を得ることは不可能であろう。そこで、本章ではIII章での議論を踏まえた上で観察結果の総合化を行い、ピスフレックについて木材組織学的見地から考察を加えてみることにする。

ピスフレックの木口面での観察結果(III. A.)から、肉眼的に見て大きなピスフレックについてはその形と潜孔虫の種類の違いとの対応が確認できた。すなわち *Opostegoides* が潜孔虫の場合は不整形円形～半円形、半月形となり、*Phytobia* が潜孔虫の場合は基本的に短冊形をしていた。しかし、*Phytobia* が潜孔虫の場合でもヤナギ科の樹種では半月形に近くなることがあった。また *Phytobia* が潜孔虫であるヤナギ科のウラジロハコヤナギを観察した久万田²⁸⁾、伊東¹⁶⁾は、半月形(久万田²⁸⁾は不整形半円形と表現した)のピスフレックを報告している。このことからピスフレックの木口面での形に基づいた潜孔虫の種類判断はある程度便宜的に使用できるが、場合によっては(例えば半月形の場合)慎重に判断されなければならないことがわかる。

潜孔虫の種類によってピスフレックの木口面での形が異なる原因は明らかとは言えないが、潜孔虫の種類の違いによる摂食習性の違いが関与している可能性はあるだろう。久万田²⁸⁾は *Opostegoides* と *Phytobia* の口器の形態の違いを図で示しているが、このような口器の形態の違いと摂食習性の間に何らかの対応があるかどうかは充分検討されるべきである。多少推論を働かせるならば、*Phytobia* の場合には *Opostegoides* の場合よりも形成層中で接線方向への摂食をより選択的に行うのであろう。そして、その行動の原因として口器の構造や機能性が関係しているとも考えられる。

ピスフレックおよびその周辺組織の観察結果は、Table 2 にまとめてある。ピスフレックの構成細胞の壁厚、ピスフレック周辺の組織の変化と形成層潜孔虫の種類(この場合は属)との関係について見てみると、前2者と後者との対応は全く一致していなかった。一方、ピスフレックの構成細胞の壁厚とピスフレック周辺の組織の変化を樹種(属単位で見たとき)との関係で

見ると、これらはかなり一定の傾向を示しているように考えられた。例えば、ヤナギ属ではピスフレックは薄壁の細胞からなり、ピスフレック周辺組織の変化は半径方向、接線方向ともに弱かった。カバノキ属ではピスフレックは厚壁の細胞からなり、ピスフレック周辺組織の変化は半径方向、接線方向ともに強かった。サクラ属ではピスフレックは中庸な壁の細胞からなり、ピスフレック周辺組織の変化は半径方向、接線方向ともにほとんどなかった。カエデ属では中庸な壁の細胞からなり、ピスフレック周辺組織の変化は半径方向で強く、接線方向ではほとんどなかった。以上の樹種以外のものでも、ピスフレックの構成細胞の壁厚、ピスフレック周辺組織の変化については樹種によって一定の傾向が存在するように思われた。Table 2に示されたこれらの結果は、潜孔虫との対応を示さずむしろ樹種との対応を示していた。このことから、これらの結果は幼虫によって引き起こされた傷害に対する樹種による反応性の違いを示しているのではないかと考えられる。

樹木の傷害に対する反応性については、人為的な樹幹へのせん孔や刺針による結果が報告されている。YOSHIMURAら³⁴⁾、KURODA & SHIMAJI^{35,36)}は刺針法を用いることによって、*Pinus taeda*, *Populus euramericana*の傷害反応を調べた。その結果、放射組織に由来する柔細胞が傷害による空隙を埋めていくことを報告している。そして、*Pinus taeda*では、これらの柔細胞は、通常の放射柔細胞よりも厚壁でより木化していることを確認した。また、傷害の周辺部において水平壁を持ったストランド状の木繊維や軸方向柔細胞が多数出現すること、道管内の傷害チロースの出現、仮道管内のチロース状の細胞の出現、せん孔板を持たない直径の小さい道管の出現など多くの組織的变化について報告した。YAMANAKA³⁷⁾は *Chamaecyparis obtusa*の異常組織を観察し、これが木化した厚壁の柔細胞からなっていると報告した。BAUCHら³⁸⁾は、*Acer rubrum*と *Betula papyrifera*の樹幹をせん孔することで傷害反応を調べた。その結果、木部中には柔細胞が増加し、道管は減少した。また、*Acer rubrum*の道管中には内こうを塞ぐように充填物質が存在すること、*Betula papyrifera*の道管では階段せん孔を覆うような状態で充填物質が存在することを示した。猪股³⁹⁾はブナの形成層周辺を細い釘で傷つけて、その反応性を調べた。その結果、傷害反応を傷害部の癒合、感染、乾燥の防止、新たな通導系の確保などの樹体の保護と直接関連する変化、傷害の刺激による細胞分化の方向転換(脱分化)、原始的な細胞形態の発現に分けて考えられるとした。LOWERTSら⁴⁰⁾は Yellow poplarの傷害反応(樹幹のせん孔による)を調べ、傷害後の放射組織の増加と道管の減少等について報告した。以上のように木部の傷害に対する反応は様々であり、人為的傷害による方法であっても、その手法(刺針法、せん孔法)により、また樹種により異なった反応が予想される。しかし、これらの人為的傷害には、共通する特徴も多く存在している。傷害による空隙部への木化した柔細胞の充填、傷害部の周辺での柔細胞の増加、チロースやその他の充填物質の出現、道管の減少や小径化による通導系の機能低下などである。これらの組織の変化が樹体の機能と直接関わっていることは確かだが、その反応性は当然傷害の際の刺激の違いによって異なってくるこ

とが予想されよう。

BONSEN ら⁴¹⁾は Dutch elm に菌を接種することで、barrier zone と呼ばれる構造が出現することを記している。MADAR & LIPHSCHITZ³²⁾は菌による病害(癌腫病)を受けたイトスギの組織を調べた。その結果多くの傷害反応を記録した。樹皮における necrophyllactic periderm の形成、樹皮および木部の激しいタンニンの生成、仮道管の代わりに出現する木化した柔細胞、曲がった仮道管の出現などである。LIPHSCHITZ & MENDEL³¹⁾はカイガラムシによる攻撃を受けた *Pinus halepensis* の組織を調べ同様な観察を報告している。これらの結果は、生物的作用による傷害が、人為的傷害の一般的特徴との共通性を持ちながらも、やや異なった特殊な反応性を発現させる可能性のあることを示しているように思われる。

本研究ではピスフレックおよびその成因となる形成層潜孔虫について基礎的知見を得ることを目的としてきた。そして、その過程で必要とされる観察項目に従って研究を行ってきた。その意味では、ピスフレックを樹木の傷害反応としてとらえるための実験は特になされなかった。しかし、その組織観察の結果から推定されたのは、ピスフレックは傷害反応としては非常に軽微なものであって、樹木にとってはほぼ健全な状態を保ったまま(形成層活動を停滞させることなく)行われる反応ではないかということである。もっともターミナル様組織を生じている例はあった。しかし、これが偽年輪のターミナル様組織と異なることはすでに述べた。これらのターミナル様組織は通常接線方向に長く延長されない。そして、ターミナル様組織からの半径方向の組織の変化に基づけば、形成層活動の停滞は比較的急激に解除されることが多い。チロースやゴム様物質の存在するものもあったが、それほど常に多発するものとは考えられなかった。半径方向への変化は様々な程度で存在したが、結果として正常組織への回復を示した。

これらの諸点を総合して判断すると、形成層潜孔虫の幼虫による傷害は、樹木にとっては特に激しい抵抗性をもって対処するほどのものではなく、かなり小さい抵抗性で対処されうるものではないかと考えられる。もし、そうだとすれば、結果として、これらの形成層潜孔虫とその寄主となる樹木とは進化の長い歴史の中でこの共存の方法を編み出してきたのだろう。樹木が傷害に対する激しい抵抗性を発現すれば、おそらく形成層潜孔虫という特殊な生態的地位を有するグループは存在しなかったであろう。また、形成層を食害する昆虫にとって、寄主の生存を不可能にするような攻撃は、逆に自らの生存を脅かすこととなるはずである。

このように樹木が強力な防御反応を潜孔虫に対して示さないのには様々な理由が考えられる。1つは昆虫の側の対処方法にあると思われる。これらの潜孔虫の幼虫は、体長にすると老熟した個体で一般的に10~20 mm である。が、直径はせいぜい1~2 mm ほどしかなく異常に細長い。このことは、当然、形成層に対する攻撃を物理的に弱くしている。幼虫による形成層周辺の摂食が微視的にみて選択的になされていることも考えられる。例えば形成層へ大きなダメージを与えないような摂食方法が存在するのかもしれない。HAGEN & CHABOT⁴²⁾は食葉性の鱗翅目の幼虫の摂食行動が葉の微細構造(厚壁の維管束鞘など)と密接に関連していること

を示している。ピスフレックの組織観察の結果、その外周や内部に隔壁状の物質の存在することはIII章で記した。これらの成因については全く明らかでないが、この物質の存在状態を考えると、これが最初に幼虫によって作られた空隙と正常組織との境界となり、放射組織の分裂が開始されるまで有効な隔壁として機能しているのかもしれない。

Table 2の結果から、樹種によりピスフレックの構成細胞の壁厚や周辺組織の反応性に特徴があることを述べた。このことは、逆に考えれば、潜孔虫の攻撃に対する樹木の反応のメカニズムは樹種によって異なっていることを示すものかもしれない。形成層潜孔虫の種類が同じ(*Opostegoides*)で同じクミ科のサワグルミ、オニグルミにおいてピスフレック周辺の組織の反応性が違うことは、このことを示しているように思われる。その点からも、ピスフレック周辺の組織の変化は、正常組織への回復過程の樹種による違いを最も顕著に表しているのかもしれない。ピスフレック周辺の組織の変化の中で、特に半径方向の変化は注目される。半径方向の配向の乱れが特に著しいものでは、渦巻状組織となっていたことはすでに述べた。このような組織の発達する原因は、一般的に、オーキシン輸送の極性流動が中断されてループ状になることであるとされている^{30,31,32,43}。しかし、そのような中断の原因が単純に潜孔虫による潜孔痕であるとは言えないように思える。なぜなら、渦巻状組織が頻発する樹種であっても、渦巻状組織となっていないピスフレックがかなり見られるからである。本研究における観察では、樹種によって渦巻状組織の出現が異なることが示された。これらの出現がなぜ樹種によって異なるのか、また同じ樹種であっても出現する場合としない場合があるのはなぜなのか、その真の原因を探ることは今後の課題である。

以上の考察から、ピスフレックを傷害組織として認識してみると、それは、反応性の程度において他の原因による傷害とはかなり異なったものである可能性が示された。このことから、今後、他の原因で生じた傷害との共通性、非共通性に着目することで新しい視点の開けることが予想される。

引用文献

- 1) 日本木材学会 (1975) : 国際木材解剖用語集. 木材学会誌 21(9) : A 1-A 21.
- 2) PANSIN, A.J. and DE ZEEUW, C. (1980) : Textbook of wood technology. 4th. ed. 387-389, McGraw-Hill Book Co., New York.
- 3) 島地 謙, 伊東隆夫 (1982) : 図説木材組織. 47. 地球社.
- 4) 関谷文彦 (1933) : 木材に於ける褐色斑の実用的意義. 林学会雑誌 16(3) : 52-58.
- 5) WARD, J.C. and MARDEN, R.M. (1964) : Sugar maple veneer logs should be graded for pith flecks. Lake State For. Exp. Stn. Res. Note., LS-41 : 3.
- 6) HANSON, J.B. and BENJAMIN, D.M. (1967) : Biology of *Phytobia setosa*, a cambium miner of sugar maple. J. Econ. Entomol., 60 : 1351-1355.
- 7) KIENITZ, M. (1883) : Die Entstehung der Markflecke. Bot. Centbl., 14 : 21-26, 56-61.
- 8) DAVIS, D.R. (1989) : Generic revision of the Opostegidae, with a synoptic catalog of the world's species

- (Lepidoptera : Nepticuloidae). *Smithson. Contrib. Zool.*, **478** : 1-97.
- 9) SPENCER, K.A. (1990) : Host Specialization in the world Agromyzidae (Diptera). 1-444. Kluwer Academic Publishers.
 - 10) BROWN, H.P. (1913) : Pith-ray flecks in wood, *Forest Ser. U.S. Dept. Agr. Cir.*, **215** : 5-15.
 - 11) 関谷文彦 (1933) : 木材の褐色斑について. *三重高農学術報告* **2** : 3-18.
 - 12) SÜSS, H. and MÜLLER-STOLL, W.R. (1980) : Das fossile Holz *Pruninium gummosum* Platen emend. SÜSS u. MÜLLER-STOLL aus dem Yellowstone Nationalpark und sein Parasit *Palaeophytobia prunorum* sp. nov. nebst Bemerkungen über Markflecke. In *Vent. W.*, 100 Jahre Arboretum (1879-1979) : 343-364.
 - 13) LEE, N.R. (1953) : Note on a plum cambium miner (Agromyzidae). *Ann. Rep. East Malling Res. Sta. for 1952* : 78-79.
 - 14) GREGORY, R. and WALLNER, W. (1979) : Histological relationship of *Phytobia setosa* to *Acer saccharum*. *Can. J. Bot.*, **57** : 403-407.
 - 15) 石上博國 (1982) : ビスフレックの形成とその原因となる形成層潜孔虫について. 昭和56年度北海道大学農学部卒業論文.
 - 16) 伊東拓也 (1984) : ビスフレックの成因および組織. 昭和58年度北海道大学農学部卒業論文.
 - 17) GROSSENBACHER, J.G. (1915) : Medullary spots and their cause. *Bull. Torrey Bot. Club.*, **42** : 227-239.
 - 18) KULMAN, H. M. (1964) : Defects in black cherry caused by barkbeetles and agromyzid cambium miners. *For. Sci.*, **10**(3) : 258-266.
 - 19) KNIGGE, W. and BONNEMANN, A. (1969) : Die Markfleckigkeit des Coigue-Holzes (*Nothofagus dombeyi* (Mirb.) Oerst.). *Holz als Roh und Werkstoff*, **27**(6) : 224-232.
 - 20) BHAT, K.M. (1980) : Pith flecks and ray abnormalities in birch wood. *Silva Fenn.*, **14** : 277-284.
 - 21) BHAT, K.M. (1983) : A note on aggregate rays of *Betula* species. *IAWA Bull. n.s.* **4** (2-3) : 183-185.
 - 22) 歌川雅也 (1976) : シラカンバにおけるビスフレックの出現. 昭和51年度北海道大学農学部卒業論文.
 - 23) 原 秀穂, 矢萩利雄 (1990) : シラカンバのビスフレック. *北方林業* **42** : 7-12.
 - 24) 矢萩利雄, 原 秀穂 (1990) : シラカンバにおける形成層潜孔虫ミノドヒラタモグリガによるビスフレックの発生部位. *日林誌* **72** (6) : 508-512.
 - 25) WALLNER, W. and GREGORY, R. (1980) : Relationship of sap sugar concentrations in sugar maple to ray tissue and parenchyma flecks caused by *Phytobia setosa*. *Can. J. For. Res.*, **10** : 312-315.
 - 26) 石浜宣夫, 深沢和三, 大谷 諄 (1990) : 北海道産広葉樹材のビスフレックの発生と顕微鏡観察. *日本木材学会北海道支部講演集* **22** : 5-9.
 - 27) 石浜宣夫, 深沢和三, 大谷 諄 (1993) : 北海道産広葉樹材のビスフレックの発生と形成層潜孔虫. *北大演研報* **50** (1) : 161-177.
 - 28) 久万田敏夫 (1984) : 広葉樹のビスフレック形成昆虫. *北方林業* **36** : 120-129.
 - 29) WLOCH, W. (1976) : Cell events in cambium connected with the formation and existence of a whirled cell arrangements. *Acta Societatis Bot. Pol.*, **45**(3) : 313-326.
 - 30) ALONI, R. and WOLF, A. (1984) : Suppressed buds embedded in the bark across the bole and the occurrence of their circular vessels in *Ficus religiosa*. *Amer. J. Bot.*, **71** (8) : 1060-1066.
 - 31) LIPSHITZ, N. and MENDEL, Z. (1987) : Histological studies of *Pinus halepensis* stem xylem affected by *Matsucoccus josephi* (Homoptera ; Margaroidae). *IAWA Bull. n.s.*, **8** (4) : 369-376.
 - 32) MADAR, Z. and LIPSHITZ, N. (1989) : Histological studies of *Cupressus sempervirens* L. affected by *Diplodia pinea* f. sp. *cupressi* and *Seiridium gardinale*. *IAWA Bull. n.s.*, **10** (2) : 183-192.
 - 33) BHAT, K.M. (1984) : Wavy grain in *Grewia tilifolia* Vahl. *IAWA Bull. n.s.*, **5** (3) : 249-252.
 - 34) YOSHIMURA, K., HAYASHI, S., ITOH, T. and SHIMAJI, K. (1981) : Studies on the improvement of the pinning method for marking xylem growth I. Minute examination of pin marks in Taeda Pine

- and other species. *Wood Res.*, **67** : 1-16.
- 35) KURODA, K. and SHIMAJI, K. (1984) : Wound effects on xylem cell differentiation in a conifer. *IAWA Bull. n.s.*, **5** (4) : 295-305.
- 36) KURODA, K. and SHIMAJI, K. (1985) : Wound effects on cytodifferentiation in hardwood xylem. *IAWA Bull. n.s.*, **6** (2) : 107-118.
- 37) YAMANAKA, K. (1985) : Abnormal tissue in swollen stemwood of *Chamaecyparis obtusa* Sieb. & Zucc., *IAWA Bull. n.s.*, **6** (1) : 53-60.
- 38) BAUCH, J., SHIGO, A.L. and STARCK, M. (1980) : Wound effects in xylem of *Acer* and *Betula* species. *Holzforschung* **34** (5) : 153-160.
- 39) 猪股書恵, 深沢和三, 高部圭司(1990) : プナ木部細胞の傷害に対する反応. 北大演研報 **47**(2) : 389-413.
- 40) LOWERTS, G., WHEELER, E.A. and KELLISON, R.C. (1986) : Characteristics of wound-associated wood of yellow-poplar (*Liriodendron tulipifera* L.). *Wood and Fiber Sci.*, **18** (4) : 537-552.
- 41) BONSEN, K.J.M., SCHEFFER, R.J. and ELEGERSMA, D.M. (1985) : Barrier zone formation as a resistance mechanism of elms to Dutch elm disease. *IAWA Bull. n.s.*, **6** (1) : 71-77.
- 42) HAGEN, R.H. and CHABOT, J.F. (1986) : Leaf anatomy of maples (*Acer*) and host use by Lepidoptera. *OIKOS* **47** : 335-345.
- 43) SACHS, H. and COHEN, D. (1982) : Circular vessels and the control of vascular differentiation in plants. *Differentiation* **21** : 22-26.

Summary

The anatomical features and morphology of pith flecks (macroscopically large ones) and their surrounding tissue were examined using light microscopy, in 20 species of broad-leaved trees grown in Hokkaido. Wood samples were collected from 5 sites in Hokkaido (Table 1). Specimens were taken from the outer sapwood at breast height of each tree. All specimens were kept in F.A.A. until slides were prepared. Transverse, tangential and radial sections of 10~15 μm in thickness were made by a sliding microtome, and stained with safranin. About 10 transverse sections (several macroscopically large pith flecks were contained in each section) of each tree species were prepared for examination of the outline of pith fleck.

Judging from the results of the observations of transverse sections, it is considered that the outline of pith fleck (macroscopically large ones) corresponds to insect species. That is to say, the outline of pith fleck caused by *Opostegoides* is an irregular circle~semicircle (Photos 3 and 4), while that caused by *Phytobia* is generally stripe-shaped (Photos 1, 2, 16 and 21).

The results of the observations of pith flecks and their surrounding tissue in 20 tree species are shown in Table 2.

The parenchymatous cells composing pith fleck were generally divided into three types on the basis of their cell wall thickness. In Salicaceae, Juglandaceae and Rutaceae, pith flecks were composed of the thin-walled parenchymatous cells (Photos 7, 10 and 14). In three tree species belonging to *Betula*, pith flecks were composed of thick-walled parenchymatous cells (Photo 8). In the other tree species, the parenchymatous cells composing pith fleck varied considerably in terms of cell wall thickness. The last type is considered to be about moderate in terms of cell wall thickness (Photos 9 and 11~13). These results correspond to tree species, but not to insect species.

Morphological changes of the surrounding tissue of pith fleck were recognized in view of the changes in radial and tangential directions.

Radial morphological changes were found mainly as disorganization of cell arrangement in

adjacent tissue (bark side) of pith fleck. The degrees of disorganization of cell arrangement in the radial direction differed among tree species, and were generally divided into three grades (see Table 2). In *Juglans ailanthifolia*, three tree species belonging to *Betula*, and Aceraceae, disorganization of cell arrangement in the radial direction were severe (Photos 16 and 17). The most conspicuous disorganization in these tree species were considered to be whirled cell arrangement²⁹⁾ (Photos 18 and 19 and 20). In Salicaceae, *Pterocarya rhoifolia*, *Alnus hirsuta*, and Vitidaceae, disorganization of cell arrangement in the radial direction were slight. In the other tree species, disorganization of cell arrangement in the radial direction rarely occurred (Photo 1). In the last group, the occurrence of whirled cell arrangement²⁹⁾ also rarely occurred.

Tangential morphological changes were found as the occurrence and grades of the terminal-like tissue (see Table 2). In Betulaceae and *Pterocarya rhoifolia*, the terminal-like tissue was prominent (Photo 26). In Salicaceae, the terminal-like tissue was seen, but unclear (Photo 27). In the other tree species, the terminal-like tissue was rarely seen.

It was considered that these results of morphological changes of the surrounding tissue of pith flecks and of cell wall thickness of the parenchymatous cells composing pith fleck, indicated the characteristics of tree species for wounding caused by cambium miners.

Explanation of photographs

- Photo 1.** Transverse section of *Prunus maximowiczii*. Gum-like deposits are seen around pith fleck. Outline of pith fleck is stripe-shaped. $\times 74$.
- Photo 2.** Transverse section of *Salix hultenii* var. *angustifolia*. Note the occurrence of tyloses (T) around pith fleck. Outline of pith fleck is slightly swollen stripe-shaped or semilunar. $\times 74$.
- Photo 3.** Transverse section of *Betula maximowicziana*. Terminal-like tissue (large arrows) is seen on both sides of pith fleck. Note several lumps (small arrows) within pith fleck. Outline of pith fleck is irregular circle. $\times 37$.
- Photo 4.** Transverse section of *Pterocarya rhoifolia*. Terminal-like tissue (arrows) is seen on both sides of pith fleck. Outline of pith fleck is semilunar. $\times 37$.
- Photo 5.** Transverse section of *Vitis coignetiae*. Outline of pith fleck is stripe-shaped. $\times 37$.
- Photo 6.** Transverse section of *Fraxinus mandshurica* var. *japonica*. Outline of pith fleck is irregular circle. $\times 93$.
- Photo 7.** Transverse section of *Pterocarya rhoifolia*. Note lump (arrow) within pith fleck, and substances separated on inside edge of fleck, or among traumatic parenchymatous cells composing the fleck. $\times 370$.
- Photo 8.** Transverse section of *Betula maximowicziana*. Parenchymatous cells composing pith fleck are mainly thick-walled. Note lump (large arrow) within pith fleck, and substances (small arrows) well-stained with safranin within parenchymatous cells composing the fleck. $\times 370$.
- Photo 9.** Transverse section of *Acer mono*. Parenchymatous cells composing pith fleck are about moderate in terms of cell wall thickness. A parenchymatous cell is found also in vessel within adjacent tissue (pith side) of pith fleck. $\times 370$.
- Photo 10.** Transverse section of *Zanthoxylum piperitum*. Parenchymatous cells composing pith fleck are thin-walled. Numerous starch grains (arrows) are seen. $\times 370$.
- Photo 11.** Transverse section of *Prunus maximowiczii*. Parenchymatous cells composing pith fleck are round and uniform in size and shape. Uniform deposits (small arrows) are found within parenchymatous cells. Gum-like deposits (G) are seen around pith fleck. Large arrows show septum-like substances. $\times 370$.
- Photo 12.** Transverse section of *Prunus ssiroi*. Parenchymatous cells composing pith fleck include larger cells without deposits. $\times 370$.
- Photo 13.** Transverse section of *Vitis coignetiae*. Parenchymatous cells composing pith fleck are about moderate in terms of cell wall thickness. Note substances (arrows) well-stained with safranin within parenchymatous cells composing the fleck. $\times 185$.
- Photo 14.** Transverse section of *Salix sachalinensis*. Some starch grains (arrows) are seen within parenchymatous cells. Tyloses (T) are found in vessel within adjacent tissue (pith side) of pith fleck. $\times 370$.
- Photo 15.** Tangential section of *Betula platyphylla* var. *japonica*. Note axial succession of several lumps (arrows) within pith fleck. $\times 93$.
- Photo 16.** Transverse section of *Acer mono*. Note severe disorganization of cell arrangement in adjacent tissue (bark side) of pith fleck. Wood fibers and vessels are oriented tangentially in this area. Arrows show septum-like substances. $\times 93$.
- Photo 17.** Radial section of *Juglans ailanthifolia*. Note wavy disorganization of cell arrangement in adjacent tissue (bark side) of pith fleck, and septum-like substances (arrows) sharply separated fleck from adjacent tissue on inside edge (pith side) of fleck. $\times 37$.
- Photo 18.** Tangential section of *Juglans ailanthifolia*. This section was obtained from adjacent tissue (bark side) of pith fleck. Note whirled cell arrangement, and vessel (arrow) with round shape. $\times 93$.
- Photo 19.** Tangential section of *Acer mono*. This section was obtained from adjacent tissue (bark side) of pith fleck. Note whirled cell arrangement. Heavy bending of vessels occurs. $\times 93$.

- Photo 20.** Tangential section of *Acer mono* showing whirled cell arrangement. This section was obtained from adjacent tissue (bark side) of pith fleck. Note heavy bending of vessels, intervacular contact through radial wall of vessel, and occurrence of short vessel elements. $\times 93$.
- Photo 21.** Transverse section of *Prunus ssiori* showing tangential arrangement of vessel in adjacent tissue (bark side) of pith fleck. $\times 37$.
- Photo 22.** Tangential section of *Pterocarya rhoifolia*. This section was obtained from adjacent tissue (bark side) of pith fleck. Note slight bending of vessels, and occurrence of short vessel elements. $\times 93$.
- Photo 23.** Tangential section of *Prunus maximowiczii*. This section was obtained from adjacent tissue (bark side) of pith fleck. Parenchymatous cells composing pith fleck are seen at lower side of photo. Note occurrence of short vessel elements, and gum-like deposits (G) in vessel. $\times 185$.
- Photo 24.** Transverse section of *Salix sachalinensis* showing occurrence of intercellular space-like structure. Enlargement of Photo 29. This area is situated in adjacent tissue (tangentially outside) of pith fleck. $\times 370$
- Photo 25.** Transverse section of *Vitis coignetiae* showing occurrence of intercellular space-like structure (arrows) in adjacent tissue (pith side) of pith fleck. $\times 370$
- Photo 26.** Transverse section of *Betula ermanii* showing terminal-like tissue. Morphological change of this tissue toward bark side is relatively sudden. $\times 185$.
- Photo 27.** Transverse section of *Salix sachalinensis* showing terminal-like tissue. Morphological change of this tissue toward bark side is relatively loose. $\times 185$.
- Photo 28.** Transverse section of *Salix integra* showing the occurrence of tyloses (arrows) in adjacent tissue (tangentially outside) of pith fleck. Pith fleck is located at right side. $\times 185$.
- Photo 29.** Transverse section of *Salix sachalinensis*. Note occurrence of intercellular space-like structure (large arrows) and parenchyma-like tissue (small arrows) in adjacent tissue (tangentially outside) of pith fleck. $\times 93$.
- Photo 30.** Enlargement of Photo 29 showing intercellular space-like structure (large arrow) and parenchyma-like tissue (small arrows). $\times 370$.
- Photo 31.** Transverse section of *Betula maximowicziana*. Two pith flecks uniting. $\times 19$.
- Photo 32.** Axial successive section of Photo 31. Judging from relative positions of small pith flecks, this photo is reversed from right to left. Note remaining effects after disappearance of large pith fleck. $\times 19$.
- Photo 33.** Enlargement of Photo 32 showing area of disappearance of large pith fleck. Several lumps of parenchymatous cells are seen in this area. $\times 93$.



















