

論 文

マツ科樹木の葉部に由来する植物ケイ酸体の特徴

近藤錬三*1・大澤聰子*1・筒木 潔*1・谷 昌幸*1・芝野伸策*2

キーワード：マツ科，植物ケイ酸体，副表皮細胞，移入仮導管，細胞間隙

1. はじめに

マツ科 (Pinaceae) を含む針葉樹起源の植物ケイ酸体 (以下、ケイ酸体と呼称) については、Parufenova & Yarinova (1962), Rovner (1971), Norgen (1973), Klein & Geis (1978) および近藤・隅田 (1978) の断片的な報告があるが、全般的に情報がきわめて乏しい。

Klein & Geis (1978) は、アメリカニューヨーク州に自生するマツ科 15 種葉部のケイ酸体を研究し、それらのケイ酸体量が通常 0.129% から 1.372% ときわめて少なく、イネ科植物の 1/10 から 1/100 程度であることを報告した。さらに、それら葉部のケイ化はすべての細胞構成要素に生じ、とくに表皮細胞、移入仮導管、内皮細胞、気孔、厚膜異形細胞などで顕著であることを指摘した。他方、近藤・隅田 (1978) は、土壤中の不明植物ケイ酸体には樹木起源ケイ酸体も一部含まれていると予測し、本邦に自生、あるいは栽植されている 55 科 196 種の樹木葉起源ケイ酸体の形態的特徴を調べ、それらに基づき裸子植物および単子葉被子植物由来の樹木起源ケイ酸体を 6 群に、双子葉被子植物由来の樹木起源ケイ酸体を 8 群にそれぞれ分類した。

本邦における土壤中の針葉樹起源ケイ酸体については、若干の研究者 (佐瀬 1981; Kondo & Sase 1990; 細野ほか 1995a; 細野ほか 1995b) が表層および埋没土からモミ、トウヒ、マツおよびカラマツ属由来のケイ酸体を検出し、それらの土壌生成への関与および植生履歴を明らかにした。しかし、針葉樹林の詳細な生態分布を解明するには、さらに多面的な情報、例えば多くの針葉樹種のケイ酸体生産量、ケイ酸体の形態的特徴、土壌中におけるケイ酸体のタフオノミ (Efremov

1940) などについての検討が課題として残されている。

本研究の目的は、樹木起源ケイ酸体の中でも情報の少ない針葉樹起源ケイ酸体に着目し、その量と形態的特徴を明らかにすることである。この基礎情報は、過去の植生を復元する植物ケイ酸体分析をより補強し、北方針葉樹林などの主要構成樹種の生態分布および変遷予測が可能になると考える。

本研究では、富良野山部の東京大学農学附属演習林に植林されているマツ科 6 属 53 種の樹木葉を供試試料とし、それらのケイ酸体含量、形態および粒径について比較検討した。

2. 供試試料および実験方法

1) 供試試料

供試した針葉樹葉部は、北海道富良野市山部に位置 (N43°10' ~ 20', E142°20' ~ 40') する東京大学農学部附属北海道演習林から採取したマツ科 6 属 53 種である。カラマツ属 (*Larix*) 以外はすべて 1 年以上の古葉を採取した。カラマツ属は落葉直前の 10 月に採取した。

2) 実験方法

針葉樹葉部試料は、葉身表面に付着している無機物を除去するため希塩酸中に 1 昼夜浸した。その間、数度、超音波処理 (350W, 20Kc/s, 数分) を繰り返した。さらに、水で良く洗浄した後、60°C で乾燥させた。乾燥試料からの植物ケイ酸体の分離は、硝酸、硫酸、過塩素酸混液 (10:1:4) による湿式灰化法 (近藤, 2000) に準じた。湿式分解後の試料は超音波処理と沈

*1 帯広畜産大学畜産科学化環境土壌学研究室 (080-8555 帯広市稲田町西 2 千 11 地)

*2 東京大学農学部生命科学研究所北海道演習樹木林 (079-1561 富良野市宇山部市街地 2 条通北 1)
2003 年 10 月 29 日受付・2003 年 12 月 22 日受理

降法により 5 μ m 以下の試料を除去した。さらに、5 μ m 以上の試料を遠心分離管に入れ数度水で洗浄した後、遠心分離管の沈殿物を秤量管に移し、110°C で一昼夜乾燥させた。その重量を植物ケイ酸体含量とした。

植物ケイ酸体の観察は、光学顕微鏡と走査型電子顕微 (SEM) を用いて行なった。すなわち、植物ケイ酸体のごく少量をプレパラード上でクローブ油に展開させ、カバーガラスを針で軽く押し、植物ケイ酸体を回転させながら細胞別の形態を同定した。

形態別組成は 1 試料当たり少なくとも 200 個以上数え、細胞タイプ別に区分した。

植物ケイ酸体の粒径は、プレパラート上の試料について微小計測用タブレットメジャーユニット (オリンパス VM-30 型) を用いて最大粒径をそれぞれ 30 個以上数えた。

3. 結果および考察

1) マツ科樹木葉のケイ酸体含量

Table 1 および Table 2 にマツ科樹木葉のケイ酸体含量を示した。

植物ケイ酸体含量は、チョウセンモミ (*Abies koreana*) の 0.03% からマンシュウカラマツ (*Larix olgensis*) の 1.76% まで幅広い範囲に分布していたが、大多数は 1.10% 以下であった。

属ごとの平均値を見ると、カラマツ属 (0.78 \pm 0.56%) > トウヒ属 (0.53 \pm 0.38%) > マツ属 (0.14 \pm 0.13) > ツガ属 (0.07%) \geq モミ属 (0.06 \pm 0.02%) の順であった。とくに、マツ属 (*Pinus*) で変動が大きいのが、これはポンデローサマツ (*Pinus ponderosa*) が際立って高含量 (0.604%) であったことによる。ポンデローサマツを除くと、マツ属の変動はカラマツ属およびトウヒ属 (*Picea*) よりも小さく、モミ属 (*Abies*) なみである。

マツ科樹木葉のケイ酸体含量については、Norgen (1973) および Klein & Geis (1978) の報告がある。Norgen (1973) は、オレゴン産針葉樹 10 種のケイ酸体含量が 0.7 ~ 0.9% の範囲にあることを示した。一方、Klein & Geis (1978) はニューヨーク産マツ科 6 属 15 種の植物ケイ酸体含量を測定し、マツ属、ツガ属 (*Tsuga*) およびモミ属で 0.083 ~ 0.162% と低く、トウヒ属およびカラマツ属で 0.168 ~ 1.372% と高い傾向にあることを示した。本結果も、これらの値の範囲内にあり、供試樹木葉のケイ酸体含量はイネ科の平均 2 ~ 5% (Klein & Geis 1987; 近藤 未発表)、広葉樹の 0.01

Table 1 Phytolith contents in the leaves of *Pinus* and *Picea* (%)

Botanical Name	Japanese name	Phytolith contents (%)
<i>Pinus</i>	Matsu Zoku	
<i>P. banksiana</i> Lamb.	Bankushianamatsu	0.104
<i>P. bungens</i> L.	Bungensumatsu	0.061
<i>P. cembra</i> L.	Senburumatsu	0.089
<i>P. contorta</i> Dougl.	Kontorutamatsu	0.033
<i>P. murayana</i> Balf.	Murayamatsu	0.162
<i>P. densiflora</i> Sieb. et Zucc.	Akamatsu	0.172
<i>P. koraiensis</i> Sieb. et Zucc.	Chyosenngyou	0.074
<i>P. nigra</i> Arnold	Yohrotsuppakuromatsu	0.130
<i>P. monticola</i> Dougl.	Monch yokoramatsu	0.073
<i>P. pentaphylla</i> Don.	Kitagoyou	0.109
<i>P. peuce</i> Mayr.	Poikematsu	0.124
<i>P. ponderosa</i> Dougl.	Ponderosamatsu	0.604
<i>P. pumila</i> Regel	Haimatsu	0.053
<i>P. resinosa</i> Alton	Rejinomatsu	0.164
<i>P. rigida</i> Mill.	Rigidamatsu	0.134
<i>P. strobus</i> L.	Storobumatsu	0.147
<i>P. tabulaeformis</i> Carr.	Mansyukuromatsu	0.093
<i>Picea</i>	Touhi zoku	
<i>P. abies</i> Karst	Yohrotsuppatouhi	1.005
<i>P. bicolor</i> Mayr	Iramomi	0.691
<i>P. glauca</i> Voss.	Guraukatouhi	0.394*
<i>P. glehnii</i> Mast.	Akaezomatsu	1.091
<i>P. jezoensis</i> Carr.	Ezomatsu	0.497
<i>P. koraiensis</i> Nakai	Chyosenharimomi	1.098
<i>P. koyamae</i> Shirasawa	Yatsugataketouhi	0.871
<i>P. mariana</i> B.S.P.	Marianatouhi	0.493
<i>P. obovata</i> Ledeb.	Shiberiatouhi	0.276
<i>P. omorica</i> Purkyme	Omorikatouhi	0.086
<i>P. pungens</i> Englem.	Aotouhi	0.117
<i>P. rubens</i> Sarg.	Rubensutouhi	0.387
<i>P. sitchensis</i> Carr.	Shyitakatouhi	0.114

* 平均 (n=3)

~ 3.79% (Geis 1973) に比べても全般的に低い。

植物中のケイ酸体量は樹齢、樹冠の採集部位および土壌環境によって異なることが予想される。カナダツガ (*Tsuga canadensis*) の例では、異なる採集地においてケイ酸体含量にかなりの変異があるものの、同一樹種の上、中、下の樹冠部から採取した試料の間に有意差がないことが指摘されている (Klein & Geis 1978)。本研究では、ほぼ同じ土壌型 (酸性褐色森林土) 下の樹木から採取したので、植物ケイ酸体含量と土壌環境との関係について検討しなかった。しかし、若干の研究者は採集地点の pH、アルミニウム、鉄の酸化物濃度、土壌水分状況などと植物ケイ酸含量の間に高い相関関係があることを報告している (Handreck & Jones 1968; Jones & Handreck 1963, 1965)。また、近藤ほか (未発

Table 2 Phytolith contents in the leaves of *Abies*, *Larix*, *Tsuga*, and *Pseudotsuga* (%)

Botanical Name	Japanese name	Phytolith contents (%)
<i>Abies</i>	Momi Zoku	
<i>A. alba</i> Mill.	Yohrotsuppamomi	0.071
<i>A. balsamea</i> Mill.	Barusamumomi	0.039
<i>A. koreana</i> Wilson	Chyousenmomi	0.030
<i>A. homolepis</i> Sieb. et Zucc	Urajiromomi	0.043
<i>A. grandis</i> Lindl.	Gurandsumomi	0.055
<i>A. lasiocarpa</i> Nutt.	Rashiokarupamomi	0.043
<i>A. nephrolepis</i> Maxim.	Toushirabe	0.097
<i>A. nordmanniana</i>	Norudomanmomi	0.050
<i>A. mariesii</i> Mast.	Aomoritodomatsu	0.084
<i>A. sachlinensis</i> Mast.	Todomatsu	0.066
<i>A. sibirica</i> Ledeb.	Siberiamomi	0.050
<i>A. veitchii</i> Lindl.	Shirabe	0.061
<i>Larix</i>	Karamatsu Zoku	
<i>L. decidua</i> Mill.	Yohrotsuppakaramatsu	0.516
<i>L. gmelinii</i> Gorden	Guimatsu	0.677*
<i>L. olgensis</i> A. Henry	Manshyukaramatsu	1.759
var. <i>Koreana</i> Nakai	Chyosenkaramatsu	0.970
<i>L. kaempferi</i> Sarg	Karamatsu	0.493
<i>L. laricina</i> K. Koch	Amerikakaramatsu	0.241
<i>L. potaninii</i>	Karamatsu	0.385
<i>L. sibirica</i> Ledeb.	Shiberiakaramatsu	1.319
<i>Tsuga</i>	Tsuga Zoku	
<i>T. canadensis</i> L.	Kanadatsuga	0.058
<i>T. diversifolia</i> Mast.	Kometsuga	0.085
<i>Pseudotsuga</i>	Togasawara Zoku	
<i>P. menziesii</i> Franco	Dagurasumomi	0.101

* 平均 (n=2)

表)は同一地域においてエゾマツ (*Picea jezoensis*) およびトドマツ (*Abies sachlinensis*) 葉中のケイ酸体密度と胸広直径との間に正の相関関係があることを認めている。

本報告で得られた値は, Klein & Geis (1978) の結果と類似の傾向にあったが, 細部をみると異なる点多々認められた。これは, 彼らの用いた試料が数種の属に限定されていることや種の違い, 葉身年齢, 生育地の土壌環境の違いなどに起因すると考える。とくに, トガサワラ属 (*Pseudotsuga*) において本報告の値 (0.09%) は Klein & Geis (1978) のその 1/3 以下であった。

2) マツ科樹木起源ケイ酸体の形態的特徴

細胞内に沈積して形成される植物ケイ酸体は, 細胞内壁の形のまま固化されるので, 同一植物体においても細胞ごとに形態を異にする。マツ科樹木のうち, 特

有な形態を示すケイ酸体については, すでに若干の研究者により報告されている (Rovner 1971; Klein & Geis 1978; 近藤・隅田 1978; Takahashi *et al.*, 1994)。

Rovner (1971) は, マツ科5種 (*Pinus sylvestris*, *P. strobus*, *Larix sp.*, *Picea glauca*, *Juniper virginiana*) の葉部から分離した植物ケイ酸体の形態について記載し, とくに, カラマツ (*Larix kaempferi*) の細胞間隙由来と推測される特有な形態 (square, nettinglike fragments) のケイ酸体が多いことを指摘した。しかし, 本邦のカラマツにはそのような形態は観察されず, 細長い板状, あるいは棒状ケイ酸体が多かった (近藤, 隅田, 1978)。Klein & Geis (1978) は, マツ科の代表的樹木葉の形態を調べ, 内皮 (トウヒ属のみ), 星状厚壁異形細胞 (トガサワラ属に特有), 表皮 (マツ, ツガ, モミ属) および移入仮導管 (マツ科) 由来のケイ酸体に特徴があることを示した。また, Takahashi *et al.* (1989) はカルフォルニア州北部の土壌からポンドローサマツ葉部の表皮細胞に由来する特有なケイ酸体を検出し, 過去にポンドローサマツが繁茂していたことを明らかにした。このように, 針葉樹葉部ケイ酸体の一部について形態が明かにされているが, それらの試料は限られたものに過ぎず, 同属内での検討も行われていない。そこで, これまでの研究を総括する意味で, マツ科樹木起源ケイ酸体の給源細胞ごとの特徴および組成を明らかにする必要がある。

顕微鏡観察の結果, マツ科樹木葉のケイ化が著しい細胞は, Klein & Geis (1978) が指摘したものと同様に表皮細胞, 移入仮導管, 内皮および気孔であった。しかし, カラマツ属は表皮と細胞間隙以外にほとんどケイ化が認められない。

以下に, 給源細胞別にマツ科樹木起源ケイ酸体の形態的特徴について記載する。

(1) 表皮ケイ酸体 (Fig. 1: 1~7)

薄い板状あるいは棒状形態を示し, 全ての試料に検出された。これらの板状ケイ酸体は, 長軸方向の縁が滑らかな平滑辺と波状辺の板状形態に二大別される。後者はマツ科樹木のマツ属, トウヒ属およびモミ属にのみ観察された。モミ属, とくにトドマツの波状辺板状ケイ酸体は表面に小突起物が見られ, 特有であった。なお, 佐瀬 (1985) および細野ほか (1995a, 1995b) は, 土壌中から検出した表皮ケイ酸体を長軸が波状を呈する棒状形態を示すケイ酸体, 波状縁を有する板状ケイ酸体, 波状縁板状ケイ酸体などと色々な名称で呼んでいる。

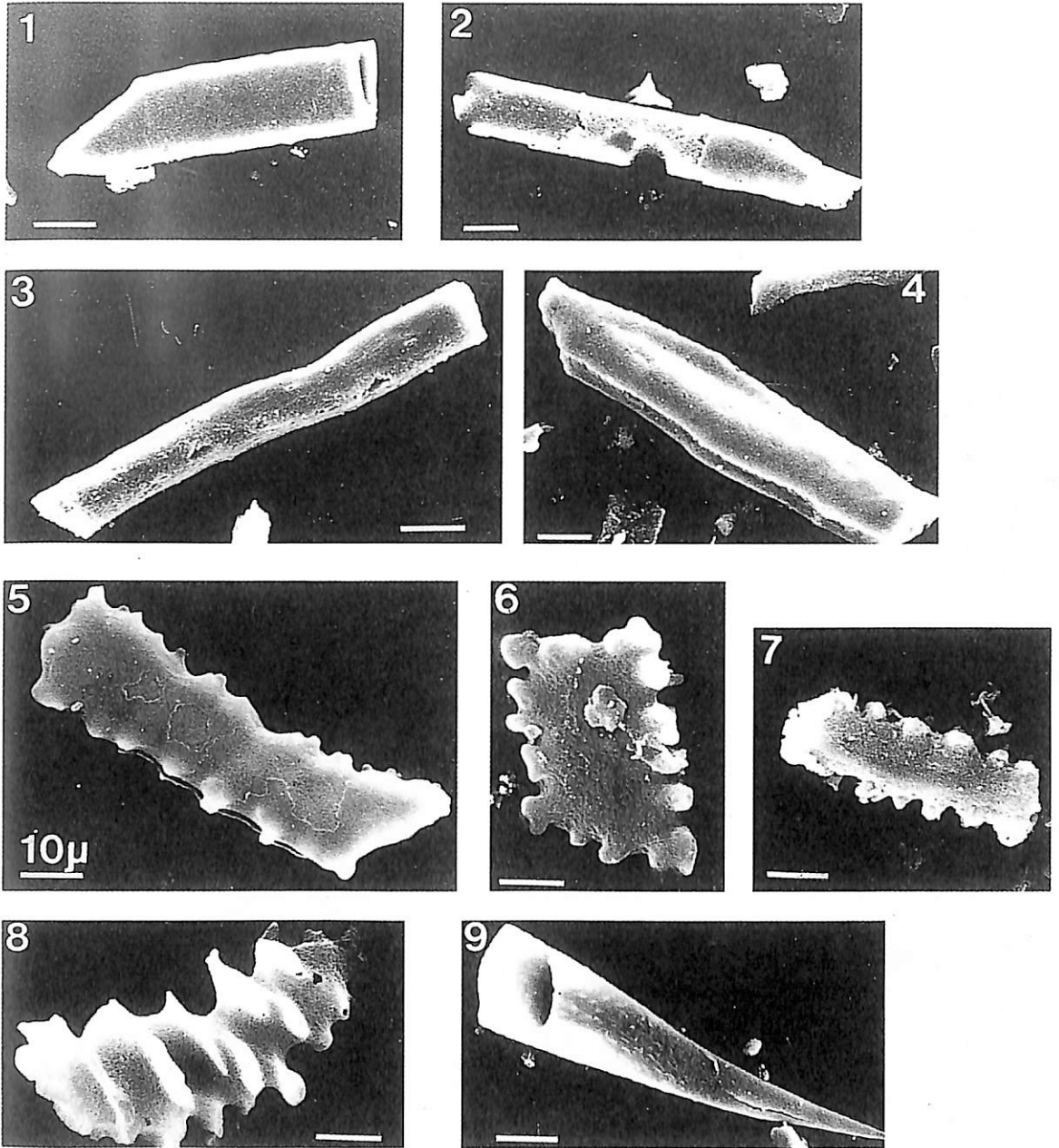


Fig. 1 Scanning electron micrographs of epidermal, sub-epidermal and epidermal hair phytoliths*

*1-7: Epidermal phytoliths, 8: Sub-epidermal phytolith, 9: Epidermal hair phytolith
 1, 2: *Larix decidua*, 3: *Abies sachalinensis*, 4: *Larix potaninii*, 5: *Picea koyamae*,
 6: *Picea koraiensis*, 7: *Pinus strobus*, 8: *Pinus ponderosa*, 9: *Pinus pentaphylla*

大きさは、最小24 μ mから最大160 μ m(平均30~87 μ m)の範囲にあり、平滑辺板状ケイ酸体では平均45~83 μ m、波状辺板状ケイ酸体では平均35~84 μ mとかなり幅が認められる。

一方、カラマツ属の平滑辺板状ケイ酸体は、大多数が矩形、台形、半長楕円形などで、ケイ酸体周辺内部が半円球状にえぐられているもの(近藤・隅田, 1978)もしばしば見られた。細野ほか(1995a, 1995b)は、

この種のケイ酸体を八戸浮石層直下の埋没土から検出し、それらを栓抜状ケイ酸体と名づけた。

大きさは、最小 $3\mu\text{m}$ から最大 $164\mu\text{m}$ とかなり幅広い範囲にあり、正方形状では平均 $22\sim 26\mu\text{m}$ 、矩形状では平均 $58\sim 72\mu\text{m}$ 、台形状では平均 $67\sim 82\mu\text{m}$ 、半楕円形状では平均 $60\sim 85\mu\text{m}$ であった。

(2) 副表皮由来ケイ酸体 (Fig. 1: 8)

ケイ酸体輪郭周辺は歯状を示し、表面に多数の刺状突起がみられる。全体的形態は棒状、長菱状、ドリル状などと変異に富む。この種のケイ酸体はマツ属のボンデローサマツにだけみられる特有な形態であるので、他のマツ属と容易に区別できる。大きさは、 $27\sim 70\mu\text{m}$ (平均 $47\pm 11\mu\text{m}$) であった。

ボンデローサマツの副表皮に由来するケイ酸体の存在については、Norgen (1973) および Takahashi *et al.* (1994) によって報告されているが、本報告においても同様な特徴的形態を示すことが確認された。

(3) 表皮毛ケイ酸体 (Fig. 1: 9)

先端がわずかに湾曲したくちばし状の形態を示し、その内部は中空状であった。マツ属とモミ属の一部の試料で認められるが、その出現頻度は少ない。近藤・ピアソン (1981) により報告された広葉樹木葉の表皮毛由来のケイ酸体と類似していた。大きさは、最小 $33\mu\text{m}$ から最大 $187\mu\text{m}$ (平均 $34\sim 106\mu\text{m}$) の範囲にあった。

(4) 気孔ケイ酸体 (Fig. 2: 6)

2個の腎臓型をした孔辺細胞がケイ化したケイ酸体である。孔辺細胞の片方だけがケイ化したものはカシューナッツ状の形態 (近藤・隅田, 1978) を示す。この種のケイ酸体は、マツ属とカラマツ属の一部を除く大多数の試料でわずかながら検出された。また、トウヒ属に一部比較的多量 (10%以上) に含有していた。大きさは、平均 $37\sim 51\mu\text{m}$ の範囲にある。

(5) 葉肉細胞ケイ酸体 (Fig. 2: 7, 9)

ケイ酸体表面に先端が丸みを帯びた多数の棒状突起物をもつ球状 (Fig. 3: 7)、あるいは長楕円形状ケイ酸体 (Fig. 2: 9) で、マツ属の一部の試料にのみ検出された。棒状突起物には先端部が二つに分枝しているものもみられる。ここでは、長楕円形状ケイ酸体が一見、いもむしに類似することから“いもむし型”と呼び、“球状型”と区別することにする。“いもむし型”は本研究ではじめて確認されたが、“球状型”は、Klein & Geis (1978) によりすでに記載されている。この“いもむし型”は葉肉細胞起源でない可能性もあり、さらに詳細な検討が必要である。大きさは、最小 $19\mu\text{m}$ か

ら最大 $178\mu\text{m}$ とかなり幅が認められた。球状型は平均 $17\sim 35\mu\text{m}$ 、いもむし型は平均 $31\sim 105\mu\text{m}$ である。

(6) 移入仮導管ケイ酸体 (Fig. 2: 1, 2, 4)

通常、直方体、立方体あるいは不規則な多面体状形態を示し、ケイ酸体表面にへそ状の有縁膜孔が散点する。有縁膜孔は、ケイ酸体表面に3から12程度存在し、一般にマツ属で大きい傾向にある。移入仮導管ケイ酸体はマツ科のみならず、多くの針葉樹に普遍的に観察された。

大きさは、最小 $18\mu\text{m}$ から最大 $168\mu\text{m}$ とかなり幅がみられ、立方体、直方体状で平均 $23\sim 74\mu\text{m}$ とやや小さめであり、棒状で平均 $42\sim 104\mu\text{m}$ と大きい。移入仮導管ケイ酸体はカラマツ属以外の全ての試料で観察された。移入仮導管ケイ酸体は内皮ケイ酸体とほぼ類似の形態を示すが、有縁膜孔の有無により区別される。近藤・隅田 (1978) および Klein & Geis (1978) により記載されている。

(7) 内皮ケイ酸体 (Fig. 2: 3, 5)

立方体、直方体状、あるいは不規則な多面体形態 (近藤・隅田, 1978) を示し、有縁膜孔がない点を除くと移入仮導管ケイ酸体ときわめて類似する。光学顕微鏡下では、一見イネ科植物の機動細胞ケイ酸体と似ているので、誤認して同定されることもある (Klein & Geis 1978; 近藤・隅田, 1978; 近藤 2000)。大きさは、最小 $15\mu\text{m}$ から最大 $160\mu\text{m}$ と移入仮導管ケイ酸体と同様かなり幅がみられ、立方体、直方体状で平均 $23\sim 71\mu\text{m}$ とやや小さめ、反面、棒状で平均 $53\sim 98\mu\text{m}$ と大きい。

Klein & Geis (1978) は、内皮ケイ酸体がトウヒ属にだけみられる特徴であると指摘したが、トウヒ属よりもモミ属の方が多く含まれていた。とくに、パルサムモミ (*Abies balsamea*)、シベリアモミ (*Abies siebirica*) およびラシオカルパモミ (*Abies lasiocarpa*) には大型で変形した特異なケイ酸体が含まれていた。

(8) 星状厚壁異形細胞ケイ酸体 (Fig. 2: 8)

トガサワラ属のダグラスファー (*Pseudotsuga menziesii*) のみ検出される特有な形態のケイ酸体である。Brydon *et al.* (1963) は、アメリカ、オレゴン州の土壌で星状厚壁異形細胞ケイ酸体を検出し、それらがダグラスファー葉から抽出したケイ酸体と形態的に一致することを報告した。本報告においてもこの種のケイ酸体はトガサワラ属にのみ検出され、他の針葉樹木葉起源のケイ酸体と明瞭に区別された。大きさは、 $34\sim 76\mu\text{m}$ ($52\pm 18\mu\text{m}$) である。

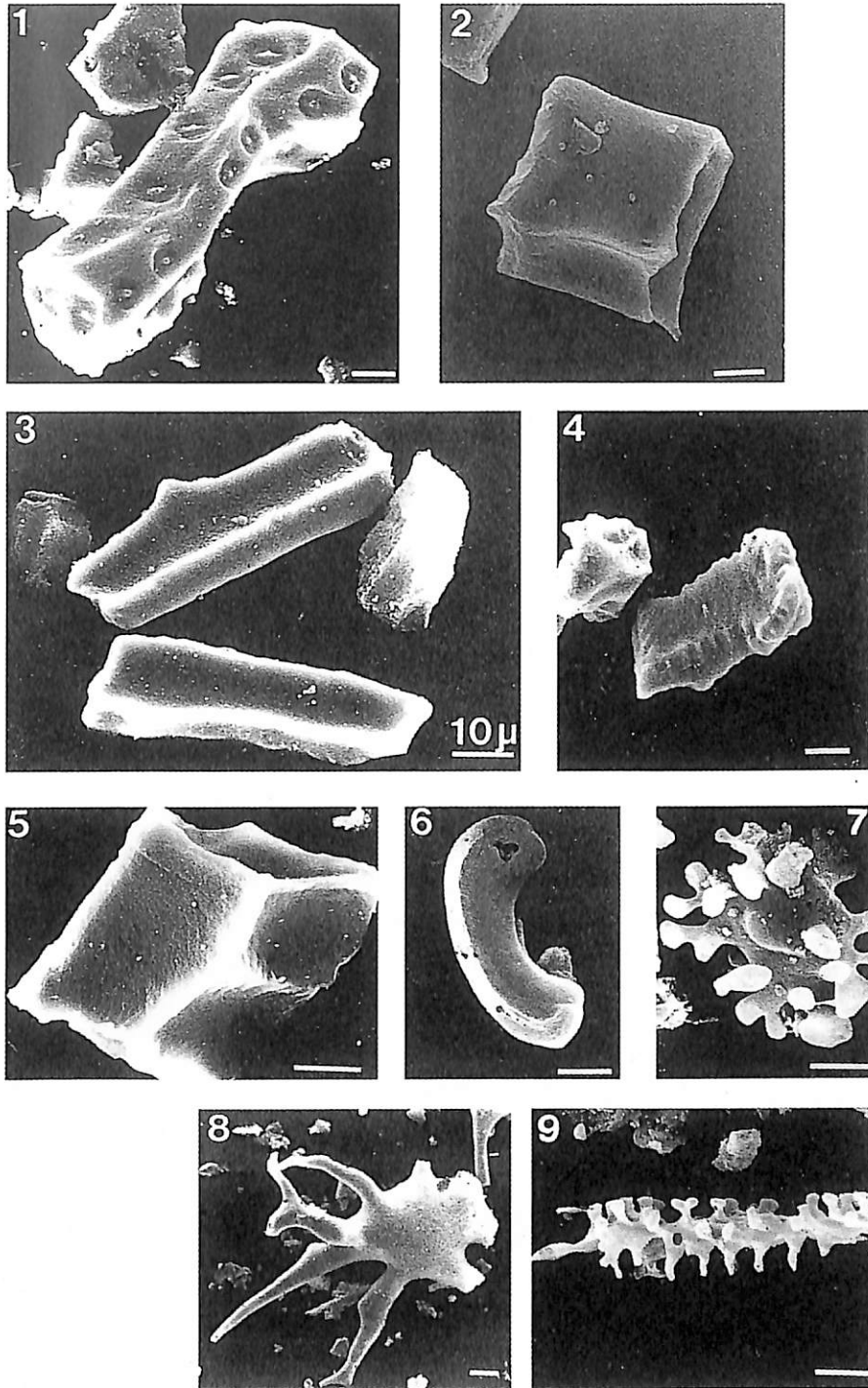


Fig. 2 Scanning electron micrographs of transfusion tracheid, endodermal, stomata, mesophyll and astroclereid phytoliths*

*1, 2, 4: Transfusion tracheid phytoliths, 3, 5: Endodermal phytoliths, 6: Stomata phytolith

7, 9: Mesophyll phytolith, 9: Astroclereid phytolith

1: *Pinus bungens*, 2, 6: *Picea jezoensis*, 3: *Picea glauca*, 4: *Tsuga diversifolia*, 5: *Picea glehnii*,
7: *Pinus bunksiana*, 8: *Pseudotsuga menziesii*, 9: *Pinus rigida*

(9) 細胞間隙ケイ酸体 (Fig. 3:1~4)

ガラス破片状の多様な形態を示し、カラマツ属、とくにグイマツ (*Larix gmelinii*), ヨーロッパカラマツ (*Larix decidua*), アメリカカラマツ (*Larix laricina*) およびマンシュウカラマツ (*Larix olgensis*) に多数みられる。しかし、カラマツにはほとんど検出されなかった。この種のケイ酸体と類似のものはトウヒ属のエゾマツにも観察されるが、他のマツ科樹木葉には検出されないことからカラマツ属を特徴づけるケイ酸体といえよう。大きさは、最小19 μm から最大88 μm (平均33~42 μm)の範囲にあった。

(10) その他のケイ酸体 (Fig. 3:5, 6)

先端部が尖った細長い棒状形態のケイ酸体で、恐らく繊維組織由来のケイ酸体 (Fig. 3:6) と思われる。

細胞壁由来のケイ酸体 (Fig. 3:5) も検出されたが、これらは針葉樹木葉に普遍的なものでなく、給源細胞の帰属も定かでないので、分類する上で大きな意味は持たないと考える。これらのケイ酸体の大きさは、最小22 μm から最大105 μm (平均29~59 μm)とかなり幅がある。

以上、マツ科樹木起源のケイ酸体は、それらの細胞タイプ別に10群に大別された。この10群を、近藤・隅田 (1978) の分類と対比すると、表皮ケイ酸体は第2グループの板状、あるいは波状辺棒状、移入仮導管と内皮由来ケイ酸体は第1グループと第5グループにそれぞれ対応する。なお、気孔由来のカーシューナツ状ケイ酸体は、表皮ケイ酸体と同じ第2グループに分類されている。

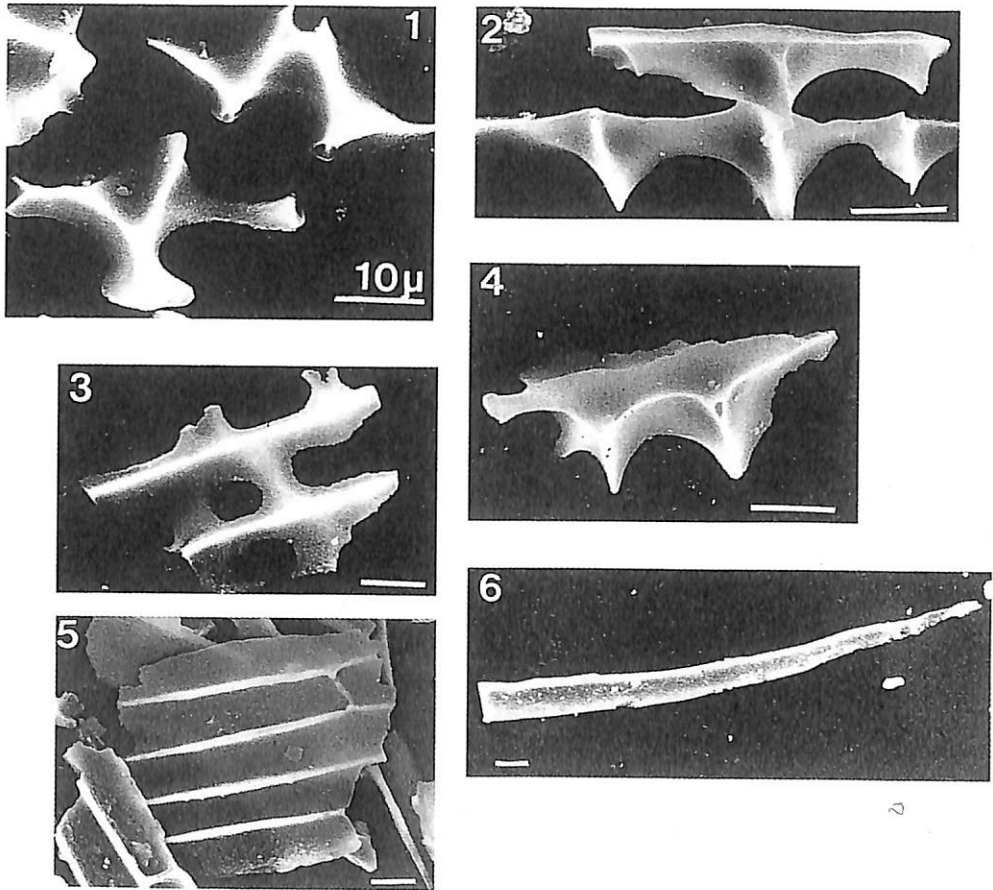


Fig. 3 Scanning electron micrographs of intercellular space, cell wall, and fiber phytoliths*
sub-epidermal and epidermal hair phytoliths*

*1-4: Intercellular space phytolith, 5: Cell wall phytolith, 6: Fiber phytolith
1, 2, 4: *Larix gmelinii*, 3: *Larix decidua*, 5: *Larix sibirica*, 6: *Abies homolepis*

3) マツ科樹木葉起源ケイ酸体の細胞タイプ別組成

前節ではマツ科樹木葉起源ケイ酸体について、その形態的特徴を記載し、それらを給源細胞別に10群に分類した。そこで、マツ科樹木の各属別にケイ酸体の細胞タイプ別組成を検討する。

Table 3は、マツ科マツ属の葉部から分離した植物ケイ酸体の細胞タイプ別組成を示したものである。

ボンデローサマツ以外の全ての種において、移入仮導管と内皮ケイ酸体の合計が50~90%と大部分を占めており、それらがマツ属の主要なケイ酸体であることを示している。

表皮ケイ酸体は大多数の試料が5%前後であり、他の細胞起源ケイ酸体に比べると全般的に低い頻度であった。コントロールマツ (*Pinus contorta*) は11%と比較的多く含有するが、ムラヤマツ (*Pinus murayana*)、アカマツ (*Pinus densiflora*)、およびマンシュウクロマツ (*Pinus tsaublaeformis*) は3%以下とマツ属の中で最少であった。副表皮ケイ酸体は、ボンデローサマツにのみ検出され、かつ、約49%を占めていた。このようにボンデローサマツの副表皮ケイ酸体は特有な形態を示し、それらの頻度が高いことから母植物を推定する有効な指標となりうる。

マツ属の移入仮導管ケイ酸体は平均41%を占め、その多くは立方体と直方体形状態である。しかし、ボンデローサマツとチョウセンゴヨウマツ (*Pinus koraiensis*)

はそれぞれ2%、18%と最も少なかった。Table 3には載せなかったが、棒状形態の移入仮導管ケイ酸体は多くの試料で6%以下であり、ストロブマツ (*Pinus strobus*) とポイケマツ (*Pinus peuce*) は約7%、10%とやや多かった。

内皮ケイ酸体は全体の平均28%を占め、ムラヤマツ、ヨーロッパクロマツ (*Pinus nigra*) およびマンシュウクロマツにおいて43%以上と高頻度であった。とくに、マンシュウクロマツは約60%を占めており、そのうち棒状形態が18%と他の試料をはるかに上回っていた。ボンデローサマツは7.5%とマツ属の中で最も少なかった。

繊維ケイ酸体は、ストロブマツで11%と比較的多く検出されたが、大多数は5%以下である。細胞間隙および細胞壁ケイ酸体はほとんどの試料に検出されなかったが、チョウセンゴヨウマツで細胞壁ケイ酸体が約11%含有していた。

マツ科トウヒ属の葉部から分離した植物ケイ酸体の細胞タイプ別組成をTable 4に示した。

マツ属と同様にトウヒ属においても、移入仮導管および内皮ケイ酸体が全ての試料で過半を占めている。また、マツ属およびモミ属に比べると表皮由来、とくに波状辺板形状態のケイ酸体は比較的多数含有(平均13%)していた。平滑辺板形状態のケイ酸体は大部分の試料が4%以下であった。

Table 3 Frequency of cell types in the phytoliths isolated from *Pinus* leaves (%)#

Samples (Botanical Name)	Epidermal cell	Sub-epidermal cell	Stomata	Hair cell	Mesophyll	Fiber	Intercellula space	Cell wall	Transfusion tracheid	Endo- dermal cell	Unknown origin
<i>P. banksiana</i> Lamb.	8.5				30.1				37.6	12.6	11.2
<i>P. bungens</i> L.	3.2			0.4	0.8	3.1			47.4	23.5	21.6
<i>P. cembra</i> L.	7.5			0.4		3.6			46.2	32.8	9.5
<i>P. contorta</i> Dougl.	11.3		4.8	1.0	13.5				36.0	23.0	10.4
<i>P. murayana</i> Balf.	2.6		3.5		3.9	0.9			32.1	48.3	8.7
<i>P. densiflora</i> Siebet Zucc.	2.3		0.5			4.6	1.0	0.5	68.0	19.9	3.3
<i>P. koraiensis</i> Siebet Zucc.	5.1		14.2	2.6		0.6		11.1	18.0	27.6	20.8
<i>P. nigra</i> Arnold	6.3			2.1					32.0	43.9	15.7
<i>P. monticola</i> Dougl.	7.3		0.9			1.0			32.8	20.3	37.7
<i>P. pentaphylla</i> Don.	6.0					2.2			52.2	32.8	6.8
<i>P. peuce</i> Mayr.	5.9		0.9			2.4			60.4	18.0	12.4
<i>P. ponderosa</i> Dougl.	5.8	49.0			26.1	3.1			2.0	7.5	6.5
<i>P. pumila</i> Regel	4.3			2.4		1.5		1.9	44.7	31.1	14.1
<i>P. resinosa</i> Alton	4.1					2.9			46.9	29.6	13.6
<i>P. rigida</i> Mill.	7.0		0.4		18.2				51.2	17.4	5.8
<i>P. strobus</i> L.	7.6				5.5	11.1			38.9	29.7	7.2
<i>P. tsaublaeformis</i> Carr	1.1				0.6	0.5			22.4	59.5	15.3

Percent of total phytolith grains (>5m μ)

Table 4 Frequency of cell types in the phytoliths isolated from *Picea* leaves (%)#

Samples (Botanical Name)	Epidermal cell		Stomata	Fiber	Intercellula space	Transfusion tracheid	Endo- dermal cell	Unknown origin
	A*1	B*2						
<i>P. abies</i> Karst	4.5	4.1	4.9	2.4		50.4	26.9	6.8
<i>P. bicolor</i> Mayr	4.7	7.8	1.2			41.7	37.5	7.1
<i>P. glauca</i> Voss	2.3	7.1	12.6		0.1	41.1	28.4	8.4
<i>P. glehnii</i> Mast.	1.5	22.5	0.8			26.3	39.5	9.4
<i>P. jezoensis</i> Carr.	0.4	15.2	10.6			34.6	24.8	3.2
<i>P. koraiensis</i> Nakai	0.8	20.7	0.9	1.0	11.2	41.7	23.7	7.4
<i>P. koyamanae</i> Shirasawa	0.8	5.0	9.2		3.9	46.2	24.7	8.9
<i>P. mariana</i> B.S.P	2.5	1.8		1.1	5.2	75.5	3.9	15.2
<i>P. obovata</i> Ledeb.	5.5	6.7	13.5			36.3	32.5	5.5
<i>P. omonica</i> Purkyně	0.4	0.4	0.4			23.3	65.6	9.9
<i>P. pungen</i> Engselm.	1.6	38.5	6.0	0.4		10.4	32.9	10.2
<i>P. rubens</i> Sarg	4.3			0.4		60.9	30.0	4.4
<i>P. sitchensis</i> Carr.	5.5	6.7	13.5			36.2	32.5	5.6

Percent of total phytolith grains (>5 μ m),

*1 Elongate plate with smooth walls *2 Elongate plate with sinuous walls

表皮ケイ酸体は全ての試料で検出されたが、とくにアカエゾマツ (*Picea glehnii*), アオトウヒ (*Picea pungens*), シトカトウヒ (*Picea sitchensis*) およびチョウセンハリモミ (*Picea koraiensis*) で20%以上と高頻度であった。しかし、オモリカトウヒ (*Picea omonica*) ではほとんど検出されなかった。なお、ルベントウヒ (*Picea rubens*) には波状辺板状ケイ酸体がみられない。

移入仮導管ケイ酸体は、大多数の試料が26~60%の範囲に分布していた。アオトウヒが10%と最も低く、マリアナトウヒ (*Picea mariana*) が約76%と最も高頻度であった。これらのケイ酸体の過半以上は立方体状形態である。

内皮ケイ酸体は全体の約30% (平均) を占めた。しかし、移入仮導管ケイ酸体を多く含むマリアナトウヒではその頻度は約4%と低い。内皮由来ケイ酸体の大多数は立方体状形態を示し、とくにオモリカトウヒでは50%を占めていた。Klein & Geis (1978) は内皮由来の多面体ケイ酸体はトウヒ属の特徴であると報告しているが、本研究ではいずれの種においても10%以下と低頻度であった。

気孔ケイ酸体は、大多数の試料で5%以下であるが、グラウカトウヒ (*Picea gularuca*), カナダトウヒ, シベリアトウヒ (*Picea obovata*) およびシトカトウヒで13%以上であった。繊維および細胞間隙ケイ酸体は過半の試料に検出されたが、5%以下である。ただし、エゾマツのみが細胞間隙ケイ酸体を11%含有していた。

マツ科モミ属の葉部から分離した植物ケイ酸体の細胞タイプ別組成を Table 5 に示した。

モミ属は、マツ属およびトウヒ属と同様、移入仮導管および内皮ケイ酸体が主体であるが、他の属に比べると内皮ケイ酸体の全体に占める頻度が50% (平均) と高い傾向にあった。

表皮ケイ酸体を10%以上含有していた試料はヨーロッパモミ (*Abies alba*), ウラジロモミ (*Abies homolepis*), トウシラベ (*Abies nephrolepis*), ノルドマンモミ (*Abies nordmanniana*), トドマツ, およびシラベ (*Abies veitchii*) である。そのうち、ヨーロッパモミとトドマツとはほとんどが波状辺板状形態のケイ酸体であった。気孔ケイ酸体はヨーロッパモミ以外の全ての試料で検出される。これらのケイ酸体は5% (平均) 以上含まれており、マツ属およびトウヒ属に比べ高い傾向にある。とくに、ノルドマンモミおよびトドマツで10%以上であった。表皮毛ケイ酸体は大多数の試料で検出されなかったが、アオモリトドマツ (*Abies mariesii*) およびヨーロッパモミで3%以下とわずかに含有していた。

繊維ケイ酸体はウラジロモミおよびシベリアモミでそれぞれ7%, 8%とやや多く検出されたが、大部分の試料は3%以下に過ぎない。細胞壁ケイ酸体は他の属ではほとんど検出されなかったが、ヨーロッパモミ以外の全ての試料でみられた。これは、モミ属以外の他の属で細胞壁のケイ化が起こりにくいことを示すのか、採取した樹木葉に何か問題があったのか明らかでない。なお、細胞壁ケイ酸体はトドマツで22%と高い

値を示した。

移入仮導管ケイ酸体は、マツ属およびトウヒ属に比較すると、一般的に低頻度であるが、ヨーロッパモミ、グランデスモミ (*Abies grandis*)、ノルドマンモミおよびアオモリトドマツでは15%以上である。とくに、ヨーロッパモミおよびグランデスモミではそれぞれ全体の24%、31%を占めていた。これらのケイ酸体の過半は立方体および直方体形状を示していた。

内皮ケイ酸体は全体に占める頻度が最も高く、過半の試料が50%以上である。とくに、チョウセンモミは約78%ときわめて高い値を示した。なお、モミ属の内皮ケイ酸体の中には、他の属と異なる大型で変形した形態がみられる。それらはバルサムモミ、ラシオカルバモミおよびシベリアモミに数パーセント含まれていた。

マツ科カラマツ属の葉部から分離した植物珪酸体の

細胞タイプ別組成を Table 6 に示した。

カラマツ属は、表皮および細胞間隙ケイ酸体が全体の70~95%を占めており、これが他の属と異なる最大の特徴である。さらに、カラマツ属はマツ科に普遍的な移入仮導管および内皮ケイ酸体を含んでいなかった。

表皮ケイ酸体は全て平滑辺板形状である。とくに、カラマツはこれらの頻度が93%ときわめて高かった。また、カラマツ以外の各種においても50%以上含有していた。この平滑辺板状ケイ酸体を詳細に観察すると、半長楕円形、長台形、矩形および正方形に細別可能である。全般的に矩形形状の平滑辺板状ケイ酸体が最も多く検出され、ついで正方形、長台形および半長楕円形の順であった。ただし、グイマツには半長楕円形状の平滑辺板状ケイ酸体が23%含まれていた。

気孔由来ケイ酸体は、ヨーロッパカラマツ、マン

Table 5 Frequency of cell types in the phytoliths isolated from *Abies* leaves (%)*

Samples (Botanical Name)	Epidermal cell		Stomata	Hair Cell	Fiber	Cell wall	Transfusion tracheid	Endo-dermal cell	Unknown origin
	A*1	B*2							
<i>A. abies</i> Mill.	1.3	10.6		1.3			23.8	51.7	11.3
<i>A. balsamea</i> Mill.	3.3	3.3	4.4		3.8	2.7	13.1	58.0	11.4
<i>A. koreana</i> Wilson	5.7		0.5		1.8	3.7	5.2	77.5	5.6
<i>A. homolepis</i> Sieb. et Zucc.	9.6	2.8	1.2		8.0	3.6	6.4	58.2	10.2
<i>A. grandis</i> Lindl.	4.1	3.0	1.1			1.6	31.1	39.3	19.8
<i>A. lasiocarpa</i> Nutt.	4.4	2.2	8.1		1.5	4.4	8.9	54.1	16.4
<i>A. nephrolepis</i> Maxim.	11.9	2.9	2.5	0.8	3.8	10.6	7.7	54.7	5.2
<i>A. nordmanniana</i>	6.4	6.4	12.8			4.6	14.6	33.9	21.3
<i>A. mariesii</i> Mast.	0.6	2.4	7.8	3.0		7.2	15.6	37.2	25.3
<i>A. sachalinensis</i> Mast.	3.2	18.9	10.8		2.8	22.0	4.8	26.9	10.6
<i>A. sibirica</i> Ledeb.	3.0	1.7	4.8		7.0	5.8	4.5	66.2	7.0
<i>A. veitchii</i> Lindl.	7.2	7.2	2.1		2.4	2.8	18.1	50.1	10.1

Percent of total phytolith grains (>5 μ),

*1 Elongate plate with smooth walls, *2 Elongate plate with sinuous walls

Table 6 Frequency of cell types in the phytoliths isolated from *Larix* leaves (%)*

Samples (Botanical Name)	Epidermal cell				Stomata	Intercellular space	Cell wall	Unknown origin
	A*1	B*2	C*3	D*4				
<i>L. decidua</i> Mü.	9.8	8.9	30.7	12.0	9.8	25.7		3.1
<i>L. gmelinii</i> Gorden	23.3	14.5	14.6	8.3		35.2		4.1
<i>L. olgensis</i> A. Henry	11.1	13.0	37.0	17.6		12.0		9.3
" var. <i>Koreana</i> Nakai	17.3	18.1	28.5	8.4	0.4	24.5		2.8
<i>L. kaempferi</i> Sarg	16.8	11.3	42.2	22.3	1.8			5.6
<i>L. laricina</i> K. Koch	7.0	17.3	30.1	19.7		25.3		0.6
<i>L. potaninii</i>	14.6	14.7	33.4	15.5		12.1		9.7
<i>L. sibirica</i> Ledeb.	7.5	12.2	17.4	19.7		14.6	27.2	1.4

Percent of total phytolith grains (>5 μ),

Epidermal cells *1 Elongate plate with smooth walls (*1 half-long ellips, *2 Trapezoid, *3 Rectangle, *4 Square)

シュウカラマツおよびカラマツにおいて検出されたが、ヨーロッパカラマツの約10%を例外とすると、数パーセント以下である。

細胞間隙ケイ酸体はカラマツを除く全ての試料で25% (平均) 以上含まれていた。これらのケイ酸体はマツ科の他の属に観察されず、カラマツ属全てに比較的多く含有されていることからカラマツ属の特徴といえよう。とくに、グイマツでは35%ときわめて高かった。これらは、多分 Rovner (1971) が記載した角形網状片 (square, nettinglike fragments) に対比される。

マツ科ツガ属およびトガサワラ属の葉部から分離した植物珪酸体の細胞タイプ別組成を Table 7 に示した。

ツガ属は、移入仮導管と内皮ケイ酸体が全体の約90%を占めている。とくに、カナダツガは移入仮導管ケイ酸体が71%と高頻度であった。このうち、表面に皺状模様のもの (Fig. 2: 4) が全体の2%認められた。内皮ケイ酸体は、カナダツガで47%、コメツガ (*Tsuga diversifolia*) で18%含有していた。

本研究で供試したトガサワラ属は本邦の四国と紀伊半島の一部に分布しているトガサワラでなく、アメリカ産のダグラスファーである。Brydon (1963) はダグラスファーを特徴づけるものとして星状厚壁異形細胞ケイ酸体の存在を報告しているが、本研究ではそれらが2%ときわめて低い値であった。これは、星状厚壁異形細胞ケイ酸体が10月採時にしか検出されなかったことから、ケイ酸集積の適期がさらに遅いのか、採取部位に問題があつたか明らかでない。ダグラスファーには他の属に普遍的に検出される移入仮導管ケイ酸体は全く観察されず、内皮由来ケイ酸体が全体の55%を占めていた。そのうち、棒状形態の内皮ケイ酸体が30%と最も多い。表皮ケイ酸体は約20%占めており、その多くは板状形態であった。

以上、マツ科樹木葉の属ごとに分離した植物ケイ酸体の給源細胞タイプ別組成を通覧してきた。その結果、あるいは属に特有のものやマツ科樹木に共通的なものがあることが明らかとなった。前者はボンデロ-

サマツの副表皮ケイ酸体、ダグラスファーの星状厚壁異形細胞ケイ酸体およびグイマツの細胞間隙由来ケイ酸体であり、後者はカラマツ属を除く全てのマツ科樹木に検出される移入仮導管および内皮ケイ酸体、トウヒ属とモミ属に見られる波状辺板状ケイ酸体である。また、これらのマツ科樹木起源ケイ酸体はイネ科草本起源ケイ酸に一部類似しているもの (イネ科由来のファン型、棒状型など) も観察されるが、多くはマツ科樹木に特有な形態を具備している。とくに、移入仮導管ケイ酸体はカラマツ属を除くマツ科樹木に共通して見られ、他の植物のケイ酸体と識別される重要な指示者である。これらのケイ酸体の表面に観察される有縁膜孔のサイズはマツ科のトウヒ属とモミ属との間 (あるいはトドマツとエゾマツ) で異なることが Kondo *et al.* (2002) により指摘された。

一方、カラマツ属は他のマツ科樹木と著しく異なり、内皮および移入仮導管ケイ酸体に相当するものは観察されない。しかし、他のマツ科樹木に稀な表皮および細胞間隙ケイ酸体が検出される。とくに、グイマツには特有な細胞間隙ケイ酸体が多数観察された。現在、グイマツは北海道に自生していないが、完新世初頭 (約8000年前) には北海道にも分布していたことが知られている (柳井・五十嵐, 1990)。したがって、年代の明らかな埋没層、あるいは堆積物からグイマツ由来の細胞間隙ケイ酸体が検出できるなら、花粉分析の結果を検証することができると考える。

ところで、細野ほか (1995b) は北海道小清水町倉栄路頭の阿蘇4テフラ層直下の埋没土から針葉樹ケイ酸体を検出し、亜寒帯針葉樹林の構成種をいろいろな状況証拠からエゾマツ、トドマツ、グイマツと推測した。しかし、針葉樹ケイ酸体の形態特徴、生産量など、基礎情報の乏しいなかでの推測は誤った結論を導く危険性がある。例えば、彼らは、不規則立方体状ケイ酸体がトウヒ属、波状縁板状ケイ酸体がモミ属において出現頻度がそれぞれ高いと指摘した。だが、本研究から両ケイ酸体はトウヒとモミ属に共通して検出され、両

Table 7 Frequency of cell types in the phytoliths isolated from *Tsuga* and *Pseudotsuga* leaves (%)#

Samples (Botanical Name)	Epidermal cell	Stomata cell	Fiber	Cell wall	Transfusion tracheid	Endo- dermal cell	Astero- sclereid	Unknown origin
<i>T. canadensis</i> L.				0.5	71.2	17.9		10.4
<i>T. diversifolia</i> Mast.	5.4	1.3			40.6	46.9		5.9
<i>P. menziesii</i> Franco	19.7	2.4	0.4			64.8	2.3	10.4

Percent of total phytolith grains (>5μm),

者の間で出現頻度にさほどの違いが見られず、波状縁板状ケイ酸体もモミ属よりトウヒ属で多い傾向にあることが明らかになった。また、栓抜状ケイ酸体はカラマツ属において共通的に見られるが、グイマツに必ずしも特有でない。グイマツは細胞間隙由来のガラス破片状ケイ酸によって特徴づけられ、カラマツにはこの種のケイ酸体がほとんど検出されないのである。

以上の論議からも明のように、植物ケイ酸体分析から過去の針葉樹木種を復元するには多くの針葉樹種のケイ酸体生産量、ケイ酸体の形態的特徴などの基礎情報を把握する必要がある。このことを踏まえ、マツ科樹木起源ケイ酸体の細胞タイプ別特徴を土壌および堆積物から分離した植物ケイ酸体群集に適用することで、北海道における過去の北方針葉樹林の復元、その構成と変遷解明の手掛かりとなると考える。

4. 要約

樹木起源の植物ケイ酸体（以下、ケイ酸と呼称）の中でも情報の少ない針葉樹起源のケイ酸体に着目し、その量と形態的特徴を明らかにするために、富良野市山部の東京大学農学部附属演習林に植林されているマツ科 53 種の樹木葉を供試試料とし、それらのケイ酸体含量、形態および粒径について比較検討した。

得られた結果を要約すると、以下のとおりである。

1. ケイ酸体含量は、0.03～0.70%と幅広い範囲にあったが、大多数の針葉樹は1.10%以下であった。カラマツ属およびトウヒ属で0.50%以上と多く、反面、マツ属、モミ属、トガサワラ属、およびツガ属で0.1%前後と少ない傾向にあった。
2. ケイ酸体は主に葉部の表皮、移入仮導管、内皮および気孔を給源細胞組織としていた。マツ属、トウヒ属およびモミ属は移入仮導管ケイ酸体と内皮ケイ酸体が過半以上を占めていた。しかし、カラマツ属は、表皮ケイ酸体と細胞間隙ケイ酸体が主に観察され、他のケイ酸体はほとんど検出されなかった。
3. 各属に特有なケイ酸体が観察された。マツ属は葉肉ケイ酸体、トウヒ属は波状辺板状ケイ酸体、モミ属は内皮ケイ酸体、ツガ属は移入仮導管ケイ酸体、カラマツ属は表皮ケイ酸体と細胞間隙ケイ酸体によって特徴づけられる。
4. 一部の針葉樹木種には、きわめて特徴のあるケイ酸体が観察された。ポンデローサマツは副表皮ケイ酸体、ダグラスファーは星状厚壁異形細胞ケイ酸

体、カラマツは平滑辺板状表皮ケイ酸体、グイマツは細胞間隙ケイ酸体によってそれぞれ特徴づけられ、他の針葉樹木種と明確に区別された。

5. 各針葉樹木のケイ酸体サイズは、全体的に近似していたが、マツ属、トウヒ属およびモミ属由来のケイ酸体は大型のものが多く、反面、ツガ属のケイ酸体は小型であった。
6. 針葉樹木起源ケイ酸体は、今のところ一部の樹木種を除き、属レベルでしか識別できない。しかし、形態的特徴とサイズの組み合わせ、ならびに移入仮導管ケイ酸体の有縁膜孔サイズを詳細に検討することで、一部、種レベルで識別可能である。

引用文献

- Brydon J. E., Dore W. G. and Clark, J. S. 1963. Silicified plant asterosclerid preserved in soil. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, 27: 476-477.
- Efermov, I. A. 1940. Taphonomy: a new branch of paleontology. *Pan-American Geologist*, 74: 81-93.
- Handreck K. L. A. and Joes, L. H. P. 1986. Studies in silica in the oat plant. IV. Silica content of plant parts in relation to stage of growth, supply of silica, and transpiration. *Plant and Soils*, 29: 449-459.
- 細野 衛・佐瀬 隆・青木潔行 1995a. 八戸浮石層直下の炭化片粒子を含む埋没土壌の植生履歴と腐植、ベドロジスト, 39(1): 42-49.
- 細野 衛・佐瀬 隆・木村 準 1995b. 植物珪酸体分析からみた阿蘇4火山灰直下の埋没土壌、—北海道斜里平野を事例にして—, 第四紀研究, 27: 17-27.
- Joes, L. H. P. and Handreck, K. L. A. 1963. Effects of iron and aluminium oxides on silica in soils. *Nature*, 198: 852-853.
- Joes, L. H. P. and Handreck, K. L. A. 1965. Studies of silica in the oat plants. III. Uptake of silica from soils by plant. *Plant and Soil*, 23: 79-96.
- Klein, R. L. and Geis, J. W. 1978. Biogenic silica in the *Pianaceae*, *Soil Sci.*, 126: 145-156.
- 近藤隼三 2000. 植物ケイ酸体, p59-63, 「化石の研究法、—採集から最新の解析法まで—」, 化石研究会編, 共立出版.
- 近藤隼三・隅田友子 1978 樹木葉のケイ酸体に関する研究 (第1報) 裸子植物および単子葉被子植物樹木葉のケイ酸体について, 土肥誌, 49: 138-144.

- Kondo, R. and Sase, T. 1990. Opal phytolith analysis of Japanese soils with regard to interpretation of paleovegetation. p.372-373, In *14th international congress of soil science Vol. V: commission V, Kyoto, Japan*.
- Kondo, R., Tsutski, K., Tani, M. and Maruyama, R. 2002. Differentiation of genera *Pinus*, *Picea*, and *Abies* by the transfusion tracheid phytoliths of Pinaceae leaves. *Pedologist* 46(1) : 32-35.
- Norgen, J. A. 1973. Distribution, form and significance of plant opal in Oregon soils. 165p. Ph. D. dissertation, Oregon State University.
- Parufenova, E. I. and Yarinova, E. A. 1962. 土壤鉱物学 (佐野 豊訳), たたら書房, 米子.
- Rovner, I. 1971. Potential of opal phytoliths for use in paleoecological reconstruction. *Quat. Res.* (N.Y.), 1: 343-359.
- 佐瀬 隆 1981. 八戸浮石層直下の埋没土の植物珪酸体 (プラントオパール) 分析, 第四紀研究, 20(1) : 15-20.
- Takahashi T., Dahlgren, R. A. and Sase, T. 1994. Formation of melanic epipedons under forest vegetation in the xeric moisture regime of Northern California. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 40(4) : 617-628.
- 柳井清治・五十嵐八枝子 1990. 北海道日高地方海岸段丘地帯における斜面崩壊の発生史と古環境, 第四紀研究, 29(4) : 319-336.