HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	樹木の木部形成に関する研究：III. 数種環孔樹種における越冬細胞の存在
Author(s)	今川, 一志; 石田, 茂雄
Citation	北海道大學農學部 演習林研究報告, 29(2), 207-221
Issue Date	1972-12
Doc URL	http://hdl.handle.net/2115/20906
Type	bulletin (article)
File Information	29(2)_P207-221.pdf

Instructions for use

Hokkaido University Collection of Scholarly and Academic Papers : HUSCAP

樹木の木部形成に関する研究

III. 数種環孔樹種における越冬細胞の存在*

今川一志** 石田茂雄**

Study on the Wood Formation in Trees
Report III. Occurrence of the Overwintering Cells in Cambial Zone in Several Ring-Porous Trees

By

Hitoshi IMAGAWA and Shigeo ISHIDA

目　次

I. 序　言 …… 207
II. 供試木および試料 …… 208
III. 研究方法 …… 209
IV. 結　果 …… 211
1) ハルニレ …… 211
2) ヤチダモ …… 212
3) キハダ …… 213
4) ハリエンジュ …… 214
5) ミズナラ …… 215
6) ハリギリ …… 216
V. 考　察 …… 217
VI. 結　論 …… 219
VII. 摘　要 …… 219
文　献 …… 220
Summary …… 220
写　真

I. 序　言

著者らは樹木の木部形成について一連の研究を進めている。前報（今川・石田 1972）ではハリギリ（*Kalopanax pictus*）の春材道管をとりあげ，その発達の季節的経過を詳細に研究し

* この大要は第22回日本木材学会（1972, 東京）で発表した。
** 北海道大学農学部林産学科　木材理学教室
Laboratory of Wood Physics, Dept. of Forest Products, Faculty of Agriculture, Hokkaido University

た。その結果，ハリギリの春材道管の発達経過は既に報告されている道管一般の経過とほぼ同じであることがわかった。しかしながら，発達経過の個々の段階にはまだほとんど知られていないような現象のあることも示唆された。ここではそのような現象の一つである越冬細胞の存在について研究した結果を報告する。

ここで言う越冬細胞とは前年度の生長期の後半に新生されたが，分化せずにそのまま形成層帯中で冬を越し，春には直ちに拡大生長を始めて分化してゆく細胞のことである。また，越冬細胞は休止期には形成層帯中の他の細胞と形態的な差異を示さず，従って，越冬段階でこれを識別することはできない。それ故，形成層活動が始まり，細胞分裂が行なわれて初めて分裂しない細胞（越冬細胞）のあることが確認される。ハリギリの場合，越冬細胞は形成層帯中の前年度夏材最終部から半径方向に数えて2～3番目までに位置している細胞であった。また，その春材道管のほとんどは越冬細胞の発達したものであることもわかった（今川・石田 1972）。

このような越冬細胞にあたる細胞の存在についてはほとんど知られていないと言って良く，わずかに DOLEY・LEYTON (1968) が *Fraxinus excelsior* で，また ZASADA・ZAHNER (1969) が *Quercus rubra* でそれぞれその春材道管にそのような例が認められたことを簡単に報告しているに過ぎない。それ故，越冬細胞の存在が確認された樹種は，わずかに上述の *Fraxinus excelsior* と *Quercus rubra* とハリギリの3樹種しかなく，他の樹種については全くわかっていない。従って，越冬細胞が存在することの意義，またそれを存在せしめる機作などについての研究は全く見あたらないのが現状である。

そこで著者らはとりあえず広葉樹の他の環孔樹種についてそれの有無を調査してみようとして研究に着手した。その際，すくなくとも春材道管の一部が越冬細胞の発達したものかどうかについて特に注目して調査を進めた。

上述したように，*Fraxinus*, *Quercus*, *Kalopanax* の3樹種ともその春材道管の一部は越冬細胞から発達するので，この研究の結果は道管一般の発達経過についての知見を深める上からも重要と考えられる。また，このような越冬細胞が休止期の形成層帯にあることが一般的に確認されるならば，形成層についての理解を深める上にも貴重な情報を提供するであろうし，さらにこのことが従来ほとんど行なわれていない休止期の形成層の研究を促がす上からも大きな役割を果すことが期待される。

なお，この研究を進める上で北海道大学苫小牧地方演習林（林長・氏家雅男助教授）の方々には大変お世話になった。ここに記して感謝の意を表わす次第である。

II.　供試木および試料

供試樹種は再確認のためのハリギリを含め，北海道産の広葉樹中の主要環孔樹種6種である。供試木はすべて北海道大学苫小牧地方演習林内で良好に生育していたもので，各樹種とも2本ずつ選んだ。

1. ハルニレ　*Ulmns davidiana* var. *japonica*
2. ヤチダモ　*Fraxinus mandshurica* var. *japonica*
3. キハダ　*Phellodendron amurense*
4. ハリエンジュ　*Robinia pseud-acacia*
5. ミズナラ　*Quercus mongolica* var. *grosseserrata*
6. ハリギリ　*Kalopanax pictus*

供試木はすべて十分な太さをもった健全木であり，その胸高部から試料を採取した。試料は形成層を含む約1cm角の大きさに打ち抜き，直ちにFAA液で固定後，セロイジンで包埋した。切片は10～20μ厚の横断面切片だけで，サフラニンとファスト緑の二重染色を行ない封入，検鏡した（今川・石田 1972）。

1971年3月から5月中旬まで1～2週間間隔で定期的に試料を採取した。また1回の採取には各樹種とも必ず2本の供試木からそれぞれ1個ずつ，計2個の試料をとり，できるだけ個体差による影響を排除しようとした。

III. 研究方法

前述したように，越冬細胞を含む形成層帯中の細胞相互には光顕レベルでの形態的な差異は認められない。従って，越冬細胞の存在を確認するには形成層帯中に春になっても細胞分裂しない細胞のあることを示さなければならない。そこで，以下の方法に従って細胞分裂頻度を求め，形成層帯中での分裂細胞の割合を示し，それから逆に分裂しない細胞のあるこを確認しようとした。また，個々の細胞についてはそれが分化を始めた段階でその接線膜の厚さを新生されたものと比較し，それが春に新生されたものかどうかを検討した。

先ず，分裂頻度の求め方について述べる。形成層細胞が分裂してゆく経過を見てゆくと，その細胞中には有糸核分裂，隔膜形成体が見られ，分裂が終了した段階では非常に薄い接線膜を持つようになる。特に春先の場合越冬した形成層帯中の細胞の接線膜は可成り厚く，新生されたものと著しい差異を示す。以上の3つの指標のうちのどれか1つでも認められた場合にはその細胞は分裂中または分裂終了後と判断できるので，そのような細胞を分裂細胞として扱った。

実際の測定は切片上の形成層帯中のすべての細胞について行なった。各細胞を前年度夏材最終部に接しているものから順に1, 2, 3, …… と番号をつけ，各半径列中での位置を決め，それが分裂細胞かどうかを調べていった。各半径列毎の分裂細胞を年輪界からの位置毎に積算した測定値がTable 1に示されている値である。従って，Table 1を見れば，各時期における各位置の分裂細胞の総数を知ることができる。なお，各値は2本の供試木についての各測定値を加えたものである。

また，形成層帯は木部と師部の間にあり，木部との境界は非常に明確に定めることができ

Table 1. Total number of the cell divisions in each cell position radially removed from the previous year's ring boundary.

Ulmus davidiana var. *japonica* (Haru-nire)

Date	Cell Position												MF	NF	V
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12			
4-17	0	4	8	20	11	5	2	4	2	1			223	170	0
24	1	5	26	76	90	64	53	52	24	11	1		217	31	0
5- 1	0	8	36	113	166	131	75	47	24	6	1	1	134	0	13

Fraxinus mandshurica var. *japonica* (Yachi-damo)

Date	Cell Position									MF	NF	V
	1	2	3	4	5	6	7	8	9			
4-24	0	0	2	2	1					356	351	0
5- 1	0	15	35	29	10	3	2			201	130	0
8	0	26	46	58	34	9	6	3	1	247	130	2

Phellodendron amurense (Ki-hada)

Date	Cell Position										MF	NF	V
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10			
4-24	0	8	14	35	26	2	0	0	0	1	272	203	0
5- 1	0	17	44	67	43	19	5	2			214	67	0
8	2	34	120	188	106	27	10	0	0	1	253	9	14

Robinia pseudo-acacia (Hari-enju)

Date	Cell Position								MF	NF	V
	1	2	3	4	5	6	7	8			
4-17	0	0	0	0	3	1			368	364	0
24	3	20	15	6	1	2	1		141	110	0
5- 1	8	78	123	104	64	36	15	9	256	40	7

Quercus mongolica var. *grosseserrata* (Mizu-nara)

Date	Cell Position										MF	NF	V
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10			
4-17	2	27	52	23	1	1	2	1	1		252	172	4
24	1	11	21	12	5						73	32	0
5- 1	16	45	89	93	53	15	9	8	2	1	81	0	4

Kalopanax pictus (Hari-giri)

Date	Cell Position											MF	NF	V
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11			
4-17	0	7	69	64	29	27	21	17	10	0	1	255	110	0
24	1	3	98	210	156	104	61	26	10	1		209	2	17

NOTE MF : Total number of the measured files in transverse sections.
NF : Total number of the files in which a cell division is not found.
V : Total number of the differentiating earlywood vessels in the transverse sections.

るが，師部の場合は容易ではない。そこで，あえて師部との境界を定めずに，前年度夏材最終部に接している細胞から観測を始め，最後に分裂細胞の現われたところまで続けた。そのため，Table 1 に示されている細胞の位置を表わす番号の数が直ちに形成層帯中の細胞数であるとは言えない。表中の MF は 2 つの切片上で観測された全半径列数，NF は全半径列中で分裂細胞が 1 つも見られなかった半径列の総数である。それ故，NF の値の減少は逆に分裂細胞数の増加を示し，そのことは形成層活動が盛んになって来たことを示すと考えられる。V は春材道管と考えられる細胞の出現数を示す。観測は休止期の後半から春材道管の明らかな分化が認められるようになるまで継続された。

このようにして得られた各時期の分裂頻度を比較するには試料の大きさ，すなわち切片上の半径列の数の不揃いを考慮しなければならず，測定値をそのまま用いる訳にはいかない。そのために，観測された全半径列 (MF) に対する各位置毎の分裂細胞数の割合 (%) を各時期毎に求めたのが Fig. 1～6 である。Fig. 1～6 には各時期の分裂細胞数の頻度割合が半径列中の位置毎に示されており，この率から逆に各時期の各位置において分裂しなかった細胞の割合が容易に求められる。なお，複数回分裂した細胞のある場合には 100 %以上になることがある。

また，分化を始めた細胞の接線膜の厚さについては顕微鏡写真でその差異を示す。(Plate 1～6)

IV. 結　　果

各樹種毎に，休止期の形成層帯の状態および分裂再開後の変化について，特に最初の春材道管の分化経過に注目し述べる。

1) ハルニレ

休止期の形成層帯には 7～9 細胞からなる半径方向細胞列が多く見られた。半径列中の各細胞には光顕レベルでの形態的な差異は認められなかった。また形成層帯は師部側で師部柔細胞に接している状態がしばしば見られ，ハルニレの著しい特徴と考えられる (Plate 1・1)。

4 月 17 日の試料で初めて分裂細胞が形成層帯中に観察された (Plate 1・2)。分裂細胞は形成層帯のほぼ全般にわたって見られたが，半径方向にみてその中央

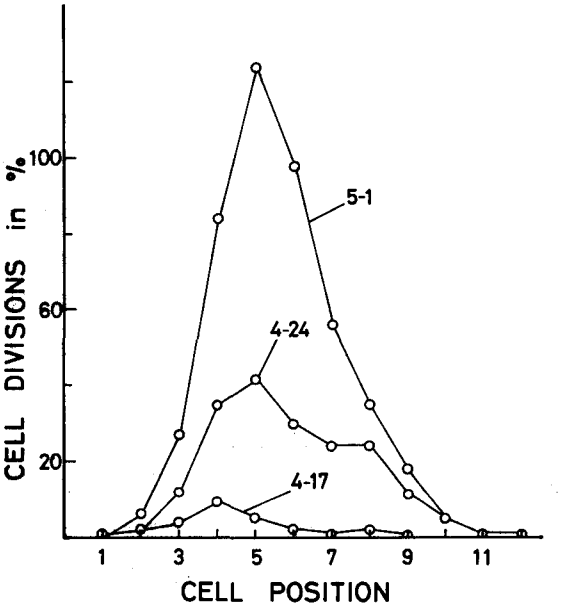

Fig. 1. The frequency (%) of the number of the cell divisions in each cell position radially removed from annual ring boundary. *Ulmus davidiana* var. *japonica* (Harunire). Collected in April 17, 24 and May 1 in 1971.

部で比較的多く観察された (Fig. 1)。細胞分裂の再開直後には形成層帯中の細胞全般にわたって分裂が行なわれることはなく，形成層帯中の一部で生ずると考えられるので，この試料は分裂再開時から幾分時間が経過した時点と考えられる。

この1週間後 (4月24日) の試料では，分裂細胞の数は急激に増加した。1週間前の場合と同様に形成層帯の中央部に高い頻度で分裂細胞が観察された。一方，木部に近い側では低い頻度でしか分裂細胞は認められず，いまだ分裂しない細胞のあることがわかる。また，木部側の細胞の中には半径径の拡大したものもあり，それらは早くも分化過程に入ったと考えられる。このような細胞の接線膜は厚く，それが春に新生されたものでなく，越冬細胞が発達したものであることは明らかである (Plate 1・3)。

さらに1週間経過すると (5月1日)，その形成層帯の木部側には分化過程に入り，その径が著しく拡大した道管要素細胞が出現した (Plate 1・4)。それらの多くは年輪界から2番目の細胞から生じた。その接線膜は厚いので，それは越冬細胞から生じたと考えられる。またそれの接線方向に隣接する細胞の分化も可成り進んでいたが，同様に接線膜は厚く，これも越冬細胞から生じたと考えられる。この頃になると細胞分裂は非常に盛んになり，形成層帯の中央部付近ではすでに複数回 (2～3回) も分裂した細胞もあり，分裂細胞のない半径列は1つもなかった (Table 1)。

以上が，形成層活動が再開されてから最初の春材道管が分化を始めるまでの間の経過である。形成層帯中の木部側の細胞には分裂したものは少なく，逆に言うと春に分裂しない細胞が可成りあることは明らかである。さらに，木部側の細胞を個々に観察しても分化過程に入ったと考えられるものの接線膜は厚く，それが春に新生されたものとは考えられない。要するに，年輪界に極く近い最初の春材道管およびその接線方向にある幾つかの細胞は，前年度に新生され，形成層帯中で越冬した細胞から直接に発達することが確認された。なお，Table 1からわかるように，分裂細胞の1つもない半径列の数 (NF) は日時が経過するにつれ急激に減少しているので，形成層活動は順調な再開経過をたどって行ったと考えられる。

2) ヤ チ ダ モ

休止期の形成層帯中の各半径列は5～6細胞からなっていることが多かった。また，各細胞相互において形態的な差異は認められなかった (Plate 2・1)。

4月24日の試料で初めて分裂細胞が認められた (Plate 2・2)。形成層帯の中央部から師部側の細胞が分裂していることが比較的多かった。しかし全体の分裂細胞の割合は低かったので，この試料は分裂再開に極く近い時点であると考えられる (Fig. 2)。このような形成層帯の中央部付近には半径径の大きな細胞が比較的数多く見られたが，休止期の形成層帯中にも同じような細胞があったので，これをいわゆる細胞分裂前の細胞の拡大と直接結びつけて考えるべきなのかどうか結論を出すには至らなかった。一方，木部側の細胞の半径径は中央部のものよりも大きな場合が割合に多く，早くも分化を始めたと考えられる。

その1週間後 (5月1日) の試料には，非常に多数の分裂細胞が見られた。しかし，木部側では少なく，1番目には全く認められなかった (Fig. 2)。このような木部側の細胞には半径径の拡大が進んだものが多く，それらはすでに分化過程に入っていると推定される。またそのような細胞の接線膜の厚さから見て，それは越冬したものであるのは明らかである (Plate 2・3)。

さらに1週間過ぎると (5月8日)，最初の春材道管となるべき細胞が見られるようになり，またその接線方向に隣接している細胞の拡大も著しくなった (Plate 2・4)。このような分化の著しい細胞の接線膜は春に新生されたものに比べ明らかに厚いので，それは越冬した細胞の膜であると考えられる。1週間前の試料と同様に，1番目の細胞には分裂したものは全く認められなかった。

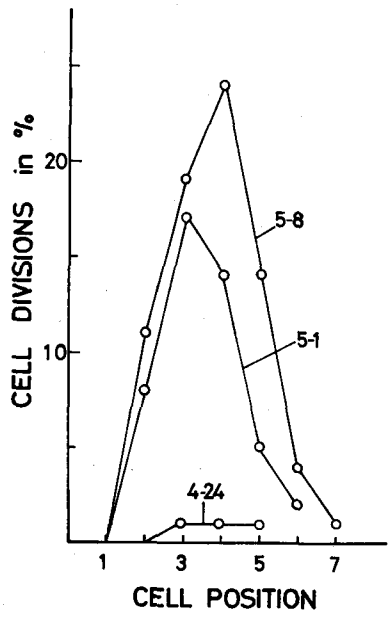

Fig. 2. The frequency (%) of the number of the cell divisions in each cell position radially removed from annual ring boundary. *Fraxinus mandshurica* var. *japonica* (Yachi-damo). Collected in April 24 and May 1, 8, 1971.

以上の結果，ヤチダモの場合も形成層帯中の木部側には分裂したものは非常に少なく，言い換えれば，春に細胞分裂をしない細胞が数多くあることがわかる。また，木部側の細胞で分化過程に入ったものの接線膜は厚く，それが春に新生されたものであるとは考えられない。さらに，最初の春材道管が早くも分化して来たが，それも越冬した細胞から生じたと考えられる。なお，ハルニレの場合に比較して，全般的にその分裂細胞の出現頻度は低かったが，これは供試木の個性またはその生育条件に由来するものであり，それがここで確認された現象の本質に影響を与えるとは考えられない。

3) キ ハ ダ

休止期の形成層帯には7～10細胞からなる半径列が多くあり，やはり細胞相互に形態的な差異を認めることはできなかった (Plate 3・1)。

4月24日の試料で初めて分裂細胞が見られたが，それらはすでに形成層帯全般にわたっていた。従ってこれはこの試料が分裂再開時より幾分遅れて採取されたためと考えられる。そのため，早くも分裂細胞の出現頻度のピークが中央部に見られる。しかしながら，木部側では低く，分裂しなかった細胞が多数あることがわかる。また木部側の細胞には半径径の拡大を始めたと考えられるものも若干認められた (Plate 3・2)。また，いずれの半径列でも1番目の細胞で分裂したもには全く認められなかった (Fig. 3)。

さらに2週間後 (5月8日) では，明らかに最初の春材道管と考えられる細胞が認められ

た (Plate 3・4)。細胞分裂は非常に盛んになり，複数回分裂したものも見られ，中央部で顕著なピークを示した (Fig. 3)。しかし，それに比べ木部側では可成り低く，分裂しない細胞のあることがわかる。特に，1番目の細胞には分裂細胞は全く認められなかった。最初の春材道管は2, 3番目に多く見られ，またその付近の細胞には拡大したものが多数認められたが，いずれも越冬細胞が発達したものと考えられる。

以上の結果，キハダの場合も木部側には春に分裂しない細胞があることがわかり，また年輪界に極く近くの最初の春材道管およびその付近の細胞は越冬細胞から由来することが確認された。なお，Table 1から明らかなように，その形成層は順調に活動を進めていったと考えられる。

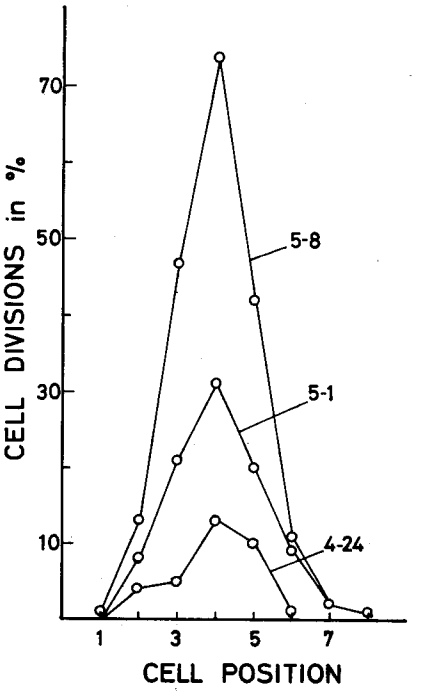

Fig. 3. The frequency (%) of the number of the cell divisions in each cell position radially removed from annual ring boundary. *Phellodendron amurense* (Ki-hada). Collected in April 24 and May 1, 8, 1971.

4) ハリエンジュ

休止期の形成層帯には5～6細胞からなる半径列が多く，各細胞に形態的な差異を見出すことはできなかった。また，形成層帯は師部側で師部柔細胞に接している場合がしばしば観察された(Plate 4・1)。

4月17日の試料で初めて分裂細胞が認められたが，(Plate 4・2) その出現頻度は非常に低いので形成層活動の再開直後と思われる (Fig. 4)。また，それは師部側の細胞で多く見られたので，ハリエンジュの場合には分裂は師部側の形成層細胞から始まると考えられる。

1週間過ぎると (4月24日)，形成層帯全般にわたって分裂細胞が或る程度見られるようになったものの，その頻度が著しく高くなったとは言えず，分裂再開後の分裂経過は割合にゆっくりとしたものと考えられる (Fig. 4)。また，分裂頻度のピークが2番目に出現したが，この位置は中央部と言うよりはむしろ木部側と言えそうである。しかしながら，木部側の細胞を個々に見ると，早くもその径が拡大し，分化を始めたと考えられる細胞も可成りあった (Plate 4・3)。そのような細胞はその接線膜の状態から見て，越冬細胞に由来するものであることは明らかである。

さらに1週間経過すると (5月1日)，最初の春材道管が出現し，それに隣接している細胞の分化も非常に進んでいた (Plate 4・4)。また，分裂した細胞の数は非常に増加し，中央部では複数回も分裂したものもあった。しかし，木部側では1番目で3%，2番目で30% しか分裂し

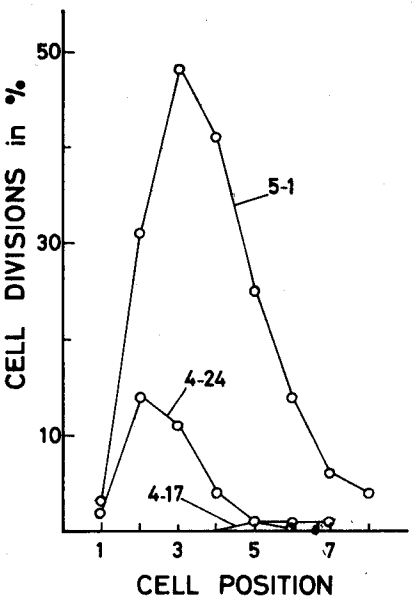

Fig. 4. The frequency (%) of the number of the cell divisions in each cell position radially removed from annual ring boundary. *Robinia pseudo-acacia* (Hari-enju). Collected in April 17, 24 and May 1, 1971.

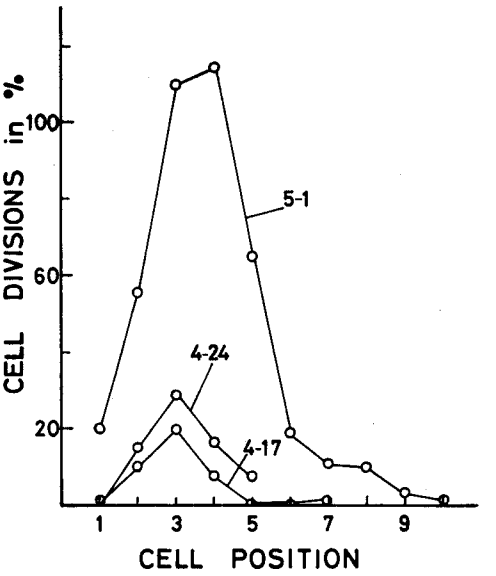

Fig. 5. The frequency (%) of the number of the cell divisions in each cell position radially removed from annual ring boundary. *Quercus mongolica* var. *grosseserrata* (Mizu-nara). Collected in April 17, 24 and May 1, 1971.

ていず，やはり越冬したまま分化してゆく細胞が可成りあることがわかる。

以上の結果，ハリエンジュの場合も越冬細胞があり，それが春に直ちに分化してゆく現象のあること，およびそれには最初の春材道管も含まれていることが確認された。なお，Table 1 からわかるように，その形成層は順調に活動を進めていったと考えられる。

5) ミズナラ

休止期の形成層帯には 6～8 細胞からなる半径列が多く，それらの細胞には形態的には差異は認められなった (Plate 5・1)。

4 月 17 日の試料で初めて分裂した細胞が認められた (Plate 5・2)。分裂細胞は形成層帯全般にわたって見られたものの，やはりその中央部付近で高い頻度で出現した (Fig. 5)。一方，木部側の細胞のなかには早くもその半径径が拡大し始めているものがあったが，その接線膜は厚かった。

1 週間後 (4 月 24 日) には木部側の細胞の分化はさらに進み，そのなかには道管になると考えられる細胞も見られた (Plate 5・3)。やはり，このような細胞は越冬したものが発達したものと考えられる。

さらに 1 週間経過すると (5 月 1 日)，分裂細胞の出現頻度は急激に高まり (Fig 5)，複数回

分裂した細胞も認められた (Plate 5·4)。また，1番目の細胞の20% が分裂しており，この値は他の樹種に比べて非常に高い。このような傾向がミズナラの特徴かも知れないが，この測定値は1個体のものであるため今後の検討に待ちたい。なお，4月24日も同様に1個体の測定結果である。一方，木部側の細胞のうち分化過程に入ったものの半径径の拡大は非常に著しく，道管となるべき細胞も出現してきた。それらの接線膜は厚いので越冬細胞が発達したものであることは明らかである。

以上のように，ミズナラの場合にも早くから分化過程に入る細胞が観察され，それからは越冬細胞から由来することがわかった。また，他の樹種と同様にその春材道管も同じようにして発達してきた。しかしながら，木部側で比較的多くの分裂細胞が認められたことから，越冬し直ちに分化してゆくような細胞は多くはないと考えられる。なお，形成層活動の再開は順調な経過をたどったと考えられる (Table 1)。

6. ハリギリ

休止期の形成層帯には7～11細胞からなる半径列が多くあり，各細胞には形態的な差異は見られなかった (Plate 6·1)。師部側は師部柔細胞またはつぶれてしまった師管に接していることが多かった。

4月17日の試料に初めて分裂細胞が観察された。形成層帯全般にわたって分裂細胞が見られたが，特に中央部付近に多く，また木部側には非常に少なかった (Fig. 6)。木部側にはすでに分化過程に入った細胞も観察された (Plate 6·2)。分裂頻度からみて，形成層活動の再開から可成り時間が経過していたと考えられる。

1週間後の4月24日の試料には早くも春材道管となるべき細胞が出現し (Plate 6·3)，その数も他の樹種に比べ可成り多かった (Table 1)。春材道管となるべき細胞および木部側で分化を始めた細胞の接線膜は厚く，やはり越冬した細胞から発達したものと考えられる。さらに分裂頻度曲線からも明らかなように，木部側の分裂細胞の割合は少く，春に細胞分裂をしない細胞のあることは明らかである。一方，中央部では非常に活発に分裂が生じ，複数回分裂したものも可成り見られた。

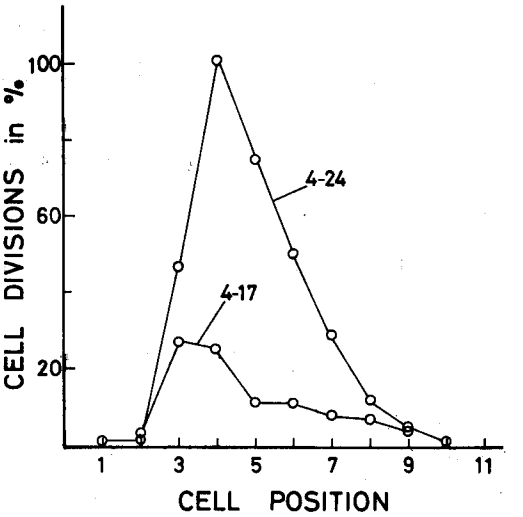

Fig. 6. The frequency (%) of the number of the cell divisions in each cell position radially removed from annual ring boundary. *Kalopanax pictus* (Hari-giri). Collected in April 17, 24, 1971.

以上の結果，前報で示唆した通り春材道管を含む若干の木部側の細胞が越冬したものから生じることが再度確認された。なお，Table 1 から明らかなように，その形成層は

急激に活動を再開した。また，1週間後に早くも道管が出現したので，分裂頻度の測定はそこで打切った。

V. 考　　察

形成層活動が再開される経過をできるだけ詳細に調べた結果，6樹種とも前年度夏材最終部の極く近くに位置する最初の春材道管およびその接線方向に隣接する幾つかの細胞は，春に細胞分裂した結果新生されたものではなく，前年度に新生されてそのまま形成層帯中で越冬した細胞が春になってそのまま分化してできることが確認された。このような現象は一般的にはほとんど知られていず，わずか2,3の報告例があるに過ぎない。DOLEY・LEYTON (1968) は *Fraxinus excelsior* L. の2次木部の発達を生長ホルモンおよび water potential の面から研究し，その中で，春に細胞分裂をしないで形成される道管のあることを見出した。また，ZASADA・ZAHNER (1969) は *Quercus rubra* の春材道管の発達経過の研究中にこのような現象を観察し，その最初の道管は前年度夏材最終部から半径方向にみて2～3番目の形成層帯中の細胞から発達し，それは多分越冬した細胞であろうと示唆している。しかしながら，両者ともそれを判断した根拠についてはほとんど触れていず，十分に実証的であるとは言えない。

また，この現象は SKENE (1969) が報告したものとは明らかに異なり，その違いは強調されねばならない。彼は *Pinus radiata* から冬に採取した試料の前年度夏材最終部付近を観察した。その結果，最後に形成された仮値管のうちには2次膜の完成していないものがあり，それは春になり形成層活動が始まって初めてその S_3 層が形成されることを見出した。すなわち，*P. radiata* の仮道管は“未成熟”のまま夏材最終部で越冬したのである。しかしながら，2次膜形成途上であり，分化過程中の一段階で越冬していることは明らかである。一方，本研究でその存在が確認された越冬細胞の場合，従来言われている分化過程（形態的な変化）に入っているとは全く考えられず，形成層細胞との形態上の差異は認められない。それ故，割合に広く知られている SKENE の報告した例とは明らかに別の現象である。

さらに，本研究では全く触れなかったが，形成層帯中の師部側の細胞には越冬するもののあることはよく知られている。SRIVASTAVA・O'BRIEN (1966) は *Pinus strobus* の形成層の外縁部には或る程度分化の進んだ状態で越冬する細胞のあることを報告している。また，TUCKER・EVERT (1969) も *Acer negundo* の最初の新しい師管は形成層帯の外側部で未分化のまま越冬した細胞から発達すると述べている。DAVIS・EVERT (1970) は *Parthenocissus inserta* の春に最初に機能する師管は，未分化の状態で形成層帯の外側部で越冬した細胞から発達し，*Celastrus scandens* にも部分的に分化した状態で越冬した細胞から発達するものもあると示唆している。しかしながら，ここで師部に関して論議することは本研究の目的から幾分離れてしまうので，ここではそれについての報告例を挙げるだけにしておき，それについては別の機会を待ちたい。

さて，本研究の結果，形成層帯中の木部側には未分化のまま越冬し，春になって直ちに分化してゆく細胞（春材道管のなどになる細胞）の存在することは現象的には十分に実証されたと言える。しかし，その現象が由来する根本の機作を解明するための実験は本研究では全く行なわれなかった。従って，その機作についてはすでに報告されている研究成果に基づいて考察するしかない。DIGBY・WAREING (1966a) は *Robinia pseudacacia* に種々の生長ホルモンを塗布してその効果を研究した。その結果，IAA（インドール3酢酸）は道管の径を決定する上で重要な因子であり，IAA を高レベルで与えると春材道管 (spring-type verssel) になり，低レベルの場合は夏材道管が形成されることを実験的に示した。

また，環孔樹種の形成層活動はその芽が開舒される前に再開されることについて，WAREING (1951) はその形成層部 (cambial tissue) などに生長ホルモンの前駆物質が存在するためであり，この前駆物質は前年度中に貯蔵され，春にオーキシンに変わるからであると考えた。そこで，この仮説を実証しようとして，DIGBY・WAREING (1966b) は *Ulmus glabra* の芽のふくらむ2週間前の形成層帯に含まれる成分をペーパークロマトグラフで同定しようとした。その結果，そこには IAA とは異なる成分のあることを見出し，それが前駆物質としてのトリプトファン (tryptophan) であることを示した。すなわち，このトリプトファンが樹幹全体で同時にオーキシンに変わることによって，形成層活動が樹幹全体で同時に始まるのである。

上述したような WAREING らの一連の研究成果に沿って考えると，本研究で確認された現象が由来する機作を以下に述べるように或る程度ではあるが説明することができる。すなわち，越冬中の形成層帯中には前年度に貯蔵されたオーキシンの前駆物質があり，それは春になると直ちにオーキシンに変わる。オーキシンには細胞の拡大を促進する作用があるので，細胞は直ちに拡大を始める。このような機作の結果，本研究で確認された越冬細胞の春の分化が行なわれると考えることも可能である。

しかしながら，WAREING (1958) が *Acer pseudoplatanus*, *Poplus nigra*, *Fraxinus excelsiar* に生長ホルモンを与えた実験結果から述べているように，IAA の木部形成に関する効果は形成層細胞の分裂に対してよりもその分化に対してより大きいとは言うものの，上述の推測のようにオーキミンが特定の細胞（この場合は木部側の細胞）の拡大に対してだけ作用するとするのは問題が残る。事実，この現象の観察された時期の試料では一方において，形成層細胞の分裂が盛んに行なわれていた。このようなことから，オーキミンだけでこの現象の由来する機作を説明することは不可能であり，さらに他の要因の存在を考えねばなるまい。

DOLEY・LEYTON (1968) は道管の形成，すなわちその出現頻度，その大きさ，そのグルーピングを決定する主要な因子として IAA の他に water potential を挙げている。

一方，KIDWAI・ROBARDS (1969) は *Fagus sylvatica* L. の休止期の形成層を電子顕微鏡で観察し，形成層活動は非常に低下するとは言え，決して完全には休止しないと考えた方が適当であると示唆している。すなわち，休止期の形成層細胞中の微細構造物 (protein や lipid body)

が溶解して液胞が形成されることを観察した。このように電子顕微鏡レベルでの休止期の形成層細胞に関する知見は除々に集積されて来ているようであるが，ROBARDS・KIDWAI (1969) が指摘しているように形成層細胞の微細構造についてその活動期と休止期の差異を扱った研究は少ない。形成層細胞の知見を深める上からもその休止期について電子顕微鏡レベルでの研究は必要であり，その成果はここで確認された現象をさらに明らかなものとすると期待される。

VI. 結　　論

本研究の結果，著者らがハリギリについてすでに或る程度報告していた現象，すなわち前年度に新生され，未分化のまま形成層帯中で越冬し，春になると直ちに分化過程に入る細胞のあることが5つの環孔樹種 (ハルニレ，ヤチダモ，キハダ，ハリエンジュ，ミズナラ) でも確認され，またハリギリで再度確認された。特に，6樹種とも前年度夏材最終部に極く近くの最初の春材道管がこのような越冬細胞から分化して形成されたことは注目に値する点であり，春材道管の発達経過を理解する上で重要な知見が得られた。

現象面についての把握が可成り進展したので，この現象が由来する機作について生長ホルモンの面から若干の考察を試みた。結果的には結論を出すには至らず，いろいろの問題が残っていることを指摘するにとどまったが，この現象の機作を解明する上でこの方面からの研究が重要な役割を果すものと考えられる。また，休止期から活動期にかけての形成層細胞の微細構造についての研究からもこの現象についての知見を深める情報が得られるのではないかと考えられる。

VII. 摘　　要

前報 (今川・石田 1972) において示唆された越冬細胞について5種の環孔樹種 (ハルニレ，ヤチダモ，キハダ，ハリエンジュ，ミズナラ) でそれの有無を調べ，その存在を確認した。またハリギリにおいて越冬細胞の存在を再度確認した。

形成層帯中の細胞に越冬細胞があるかないかを決定するために，休止期から活動再開後の春材道管の分化が始まるまでの間 (1971年3月から5月中旬まで) を定期的に試料を採取し，常法通り処理し，光顕切片を作り，分裂細胞数 (Table 1) およびその比率 (Fig. 1～6) を求めた。その観測結果から，春に分裂しない細胞が形成層帯の木部側には可成り存在することが示された。一方，分化を始めた細胞についてはその接線膜と春に新生されたものの厚さとを比較し，越冬した細胞が直ちに分化過程に入ることを具体的に示した (Plate 1～6)。

以上の結果，5樹種およびハリギリの計6樹種において，前年度の夏材最終部の極く近くに位置する最初の春材道管とそれの接線方向に隣接する若干の細胞は越冬細胞から発達したものであることが確認された。

一方，この現象の由来する機作について，すでに報告されている研究成果に基づいて生長

ホルモンの面から若干の考察を加えた。それだけでは色々と問題が残り，結論を出すには至らなかったが，この機作を解明するには生長ホルモンの面から研究が重要な役割を果すであろうことは指摘された。また，電子顕微鏡による休止期から活動期への形成層細胞中の微細構造の研究も重要であることが示唆された。

文　献

1) DAVIS, J. D. and R. F. EVERT: 1970. Seasonal cycle of phloem development in woody vines. Bot. Gaz. **131** (2) 128–138.
2) DIGBY, J. and P. F. WAREING: 1966a. The effect of applied growth hormones on cambial division and differentiation of the cambial derivatives. Ann. Bot. **30** (119) 539–548.
3) ——— and ———: 1966b. The relationship between endogenous hormone levels in the plant and seasonal aspects of cambial activity. Ann. Bot. **30** (120) 607–622.
4) DOLEY, D. and L. LEYTON: 1968. Effects of growth regulating substances and water potential on the development of secondary xylem in *Fraxinus*. New Phytol. **67**, 579–594.
5) KIDWAI, P. and A. W. ROBARDS: 1969. On the ultrastructure of resting cambium of *Fagus sylvatica* L.. Planta **89** (1) 361–368.
6) 今川一志・石田茂雄: 1972. 樹木の木部形成に関する研究. II. ハリギリ (*Kalopanax pictus*) の春材道管の発達. 北大演報, **29** (1) 55–74.
7) ROBARDS, A. W. and P. KIDWAI: 1969. A comparative study of the ultrastructure of resting and active cambium of *Salix fragilis* L. Planta **84** (1) 239–249.
8) SKENE, D. S.: 1969. The period of time taken by cambial derivatives to growth and differentiate into tracheids in *Pinus radiata*. Ann. Bot. **33** (130) 253–262.
9) SRIVASTAVA, L. M. and T. P. O'BRIEN: 1966. On the ultrastructure of cambium and its vascular derivatives. I. Cambium of *Pinus strobus* L. Protoplasma **61** (4) 257–276.
10) TUCKER, C. M. and R. F. EVERT: 1969. Seasonal development of the secondary phloem in *Acer negund*. Amer. J. Bot. **56** (3) 275–284.
11) WAREING, P. F.: 1951. Growth studies in woody species. IV. The initiation of cambial activity in ring-porous species. Physiol. Pl. **4** (3) 546–562.
12) ———: 1958. Interaction between indole-acetic acid and gibberellic acid in cambial activity. Nature, **181** (4625) 1744–1745.
13) ZASADA, J. C. and R. ZAHNER: 1969. Vessel element development in earlywood of red oak (*Quercus rubra*). Can. J. Bot. **47** (12).

Summary

In the previous paper[6] which dealt with the xylem formation in *Kalopanx pictus* (Hari-giri), the authors suggested that the earlywood vessel and some other cells near the annual ring boundary derived from the cells which overwintered in the inner part of the cambial zone. That is, these cells were not formed newly in spring but in last year, overwintered at the xylem side of the cambial zone and directly differentiated into the xylem cells. The occurrence of such phenomenon which was found in Kalopanax is not known generally[1,9,10]. Only, DOLEY·LEYTON (1968) and ZASADA·ZAHNER (1969) reported about it briefly.

In this study, the authors have aimed to reaffirm the phenomenon in *Kalopanax pictus*, and further to examine whether occur or not in such ring-porous trees as;

Ulmus davidiana var. *japonica* (Haru-nire), *Fraxinus mandshurica* var. *japonica* (Yachi-damo), *Phellodendron amurense* (Ki-hada), *Robinia pseudo-acacia* (Hari-enju), *Quercus mongolica* var. *grosseserrata* (Mizu-nara), grown in Tomakomai College Experiment Forest, Hokkaido University.

Samples were collected at one week intervals from the dormancy to the initiation of the future vessels differentiation (March to May in 1971). Immediately after punched out from near the breast height of the stems, materials were fixed in FAA and embedded in celloidin. Sections were cut transversely on the sliding microtome, stained in safranin-fast green and mounted on slides for microscopy[6].

In a dividing or divided cell, anyone or more of generally, a nuclear division, a phragmoplast and a thin tangential wall which is formed newly (cell plate) can be found. Thus, all cells in the cambial zone were determined whether divided or not through the occurrence of these indexes. Table 1 shows the number of the cell divisions in each cell position (1, 2, 3, ····· in Table 1) radially removed from the last year's ring boundary. And in order to compare the increasing process of the frequency (F) of the cell division, the ratio was calculated (Figs. 1~6) from the number of the cell divisions in Table 1.

$$F(\%) = \frac{100N}{MF}$$

where

N total number of the cell divisions in each cell position

MF total number of the radial files measured in the transverse sections

As shown in Table 1 and Figs. 1~6, the cambial cells of all species began to divide in middle or late April and the frequency increased gradually in earlier stage (first week) and rapidly in later stage (second week). The frequency in the part near the previous year's latewood was lower than that in the middle part of the cambial zone.

From the results obtained, it is clear that in the cambial zone there are considerable number of the cells which do not divide in early spring. And further, the tangential walls of those cells which enlarged their diameter were apparently thicker than that formed newly (see arrows in Plates). Therefore, it is evident that the many cells near the previous year's latewood are not formed newly in spring but in last year. Especially, it is very interested and important that the first earlywood vessel near the last year's ring derives from the overwintering cell at the second or third position from the previous ring in the cambial zone in all species investigated.

The relationship between the growth hormone and the phenomenon confirmed in this study was discussed, and suggested the significance of the study on the hormones which might possibly result in overwintering cell. In addition, since very little published about the differences in the ultrastructures of the resting and active cambium, it is suggested that the studies on the ultrastructures of the cambial cell in the dormant and active states are necessary[5,7].

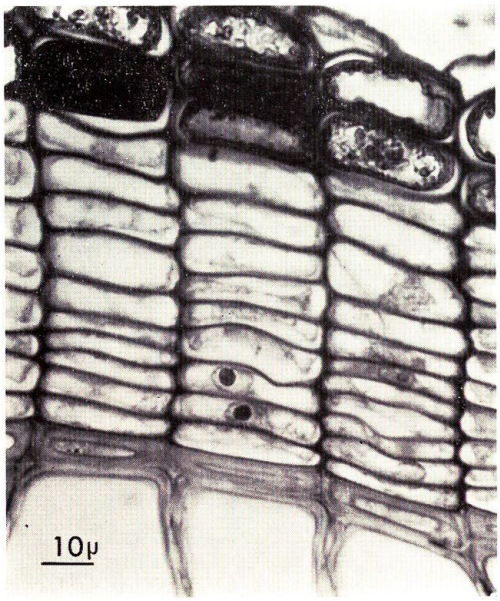

Photo 1.

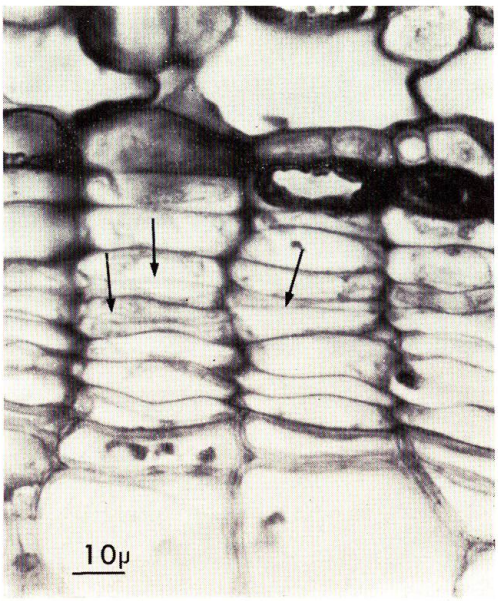

Photo 2.

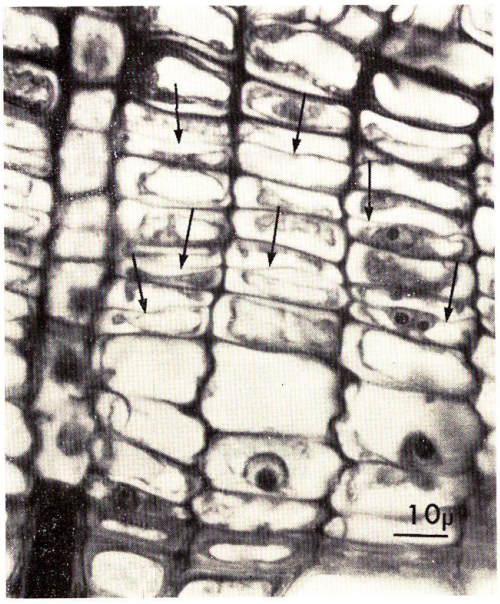

Photo 3.

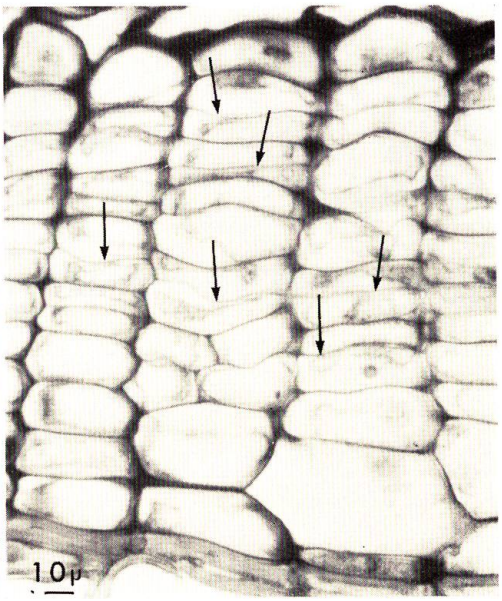

Photo 4.

Plate 1 *Ulmus davidiana* var. *japonica* (Haru-nire)

Photo 1. Transverse section of the dormant cambial zone. April 10, 1971.

Photo 2. Initiation of the cambial activity. Arrows indicate the thin tangential walls which were formed in spring. April 17.

Photo 3. Enlargement of the cells near the previous year's ring. The walls of the enlarging cells are thicker than that of the cells which were formed newly in spring. Apri 24.

Photo 4. Transverse section of the earlywood vessel element which was initiated in the overwintering cell. May 1.

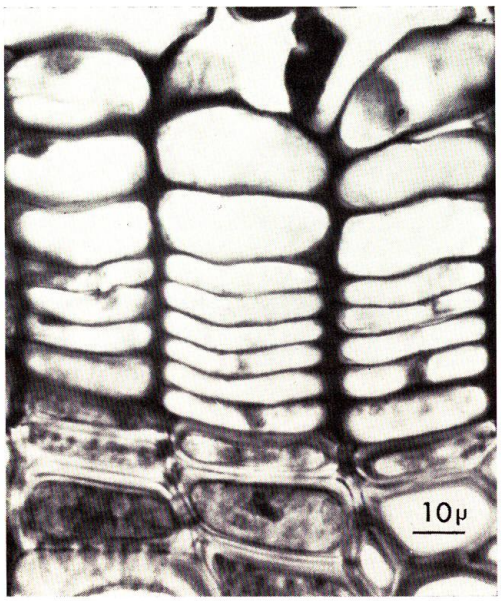

Photo 1.

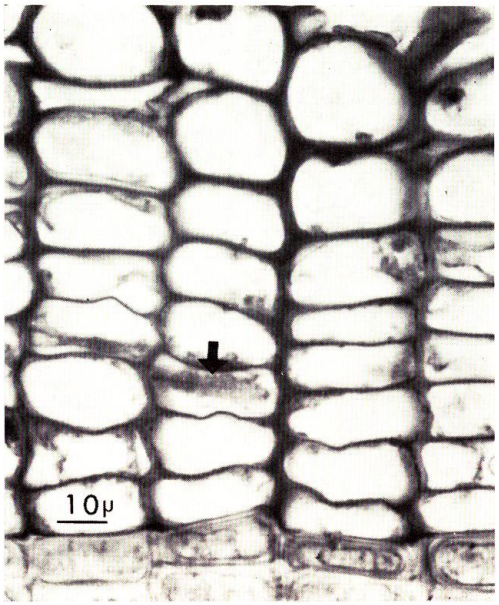

Photo 2.

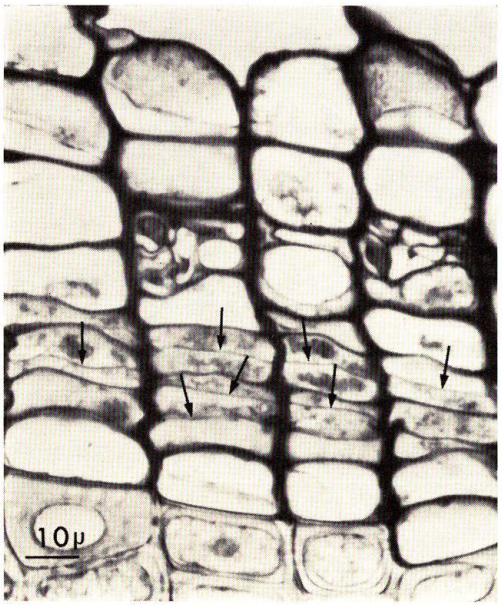

Photo 3.

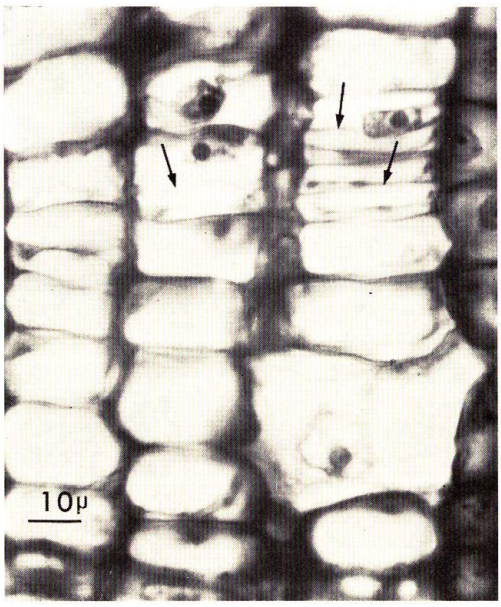

Photo 4.

Plate 2 *Fraxinus mandshurica* var. *japonica* (Yachi-damo)

Photo 1. Transverse section of the dormant cambial zone. April 17, 1971.

Photo 2. Initiation of the cambial activity. A large arrow indicates the phragmoplast. April 24.

Photo 3. Enlargement of the cells near the previous year's ring having the thick tangential walls. May 1.

Photo 4. Transverse section of the enlarging earlywood vessel element derived from the overwintering cell. May 8.

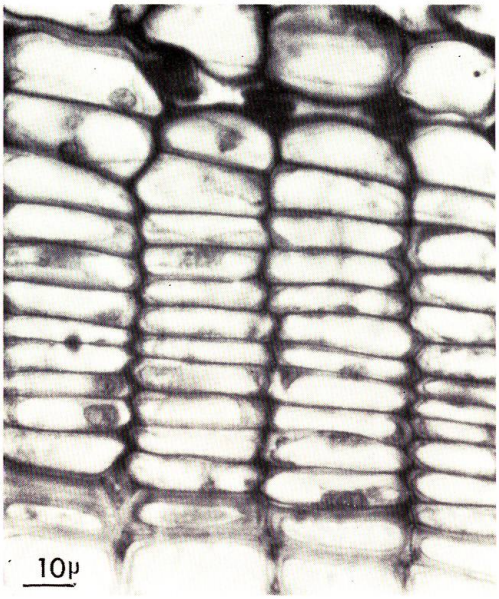

Photo 1.

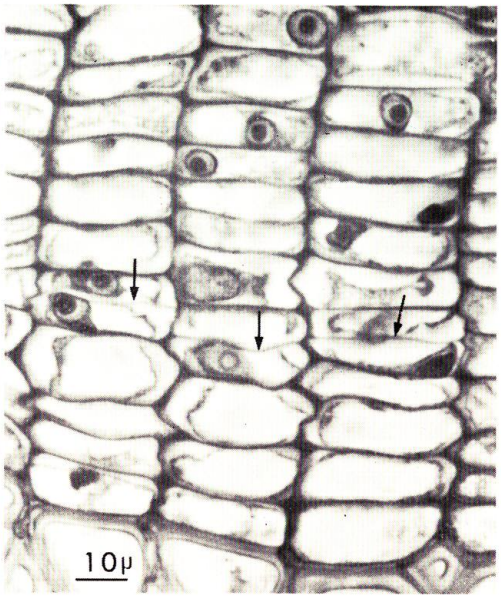

Photo 2.

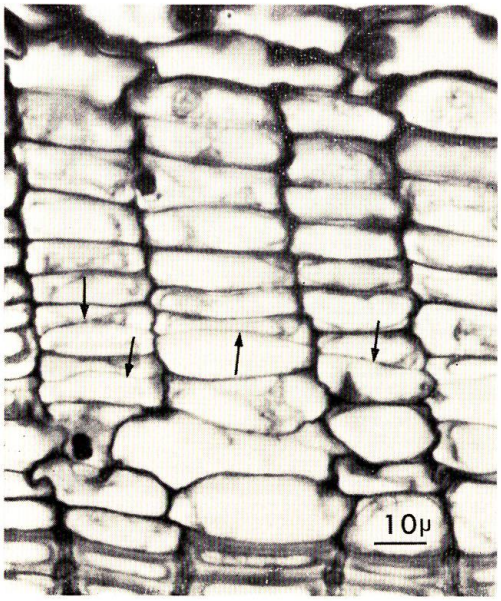

Photo 3.

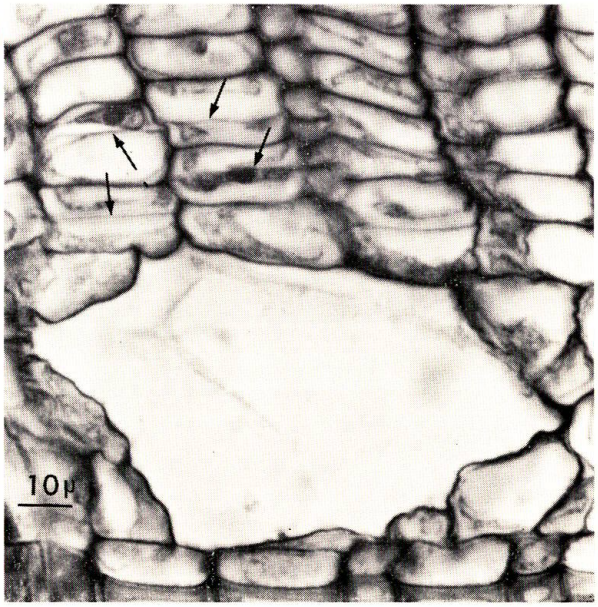

Photo 4.

Plate 3 *Phellodendron amurense* (Ki-hada)

Photo 1. Transverse section of the dormant cambial zone. April 17, 1971.

Photo 2. Initiation of the cambial activity. Arrows indicate the thin tangential walls which were formed newly in spring. April 24.

Photo 3. Enlargement of the cells near the previous year's ring. May 1.

Photo 4. Transverse section of the enlarging earlywood vessel element initiated in the overwintering cell. May 8.

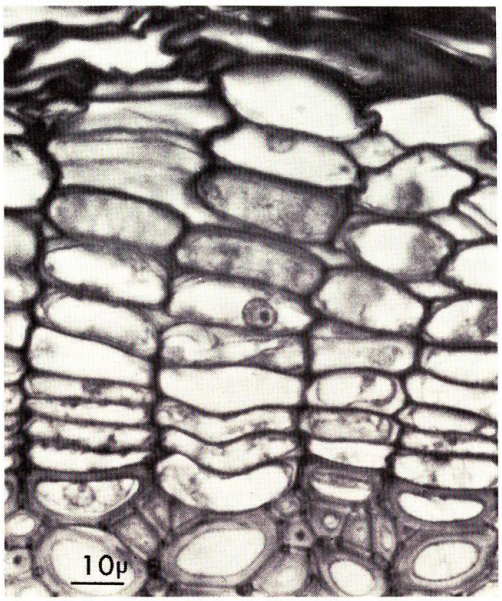

Photo 1.

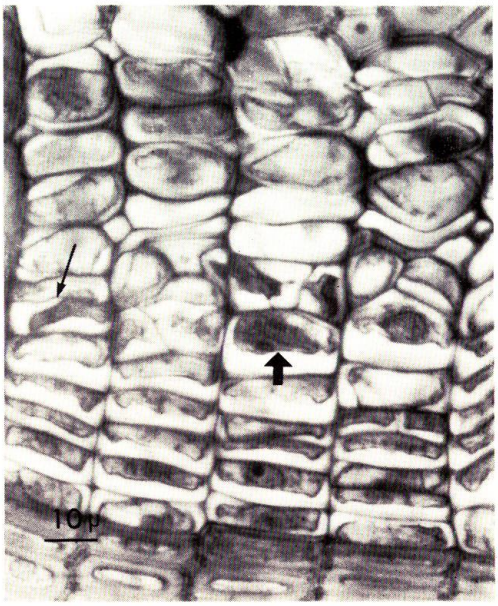

Photo 2.

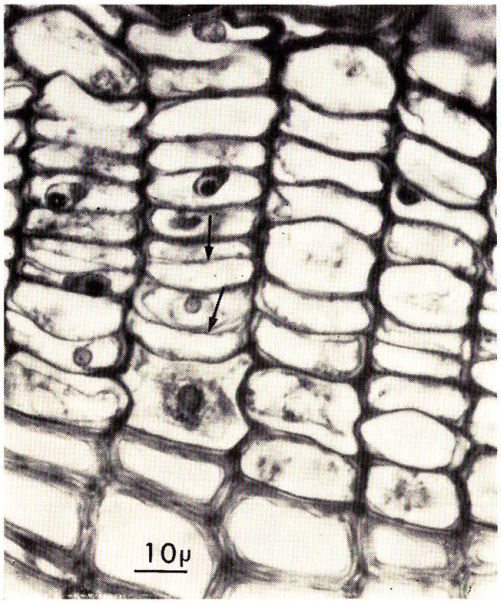

Photo 3.

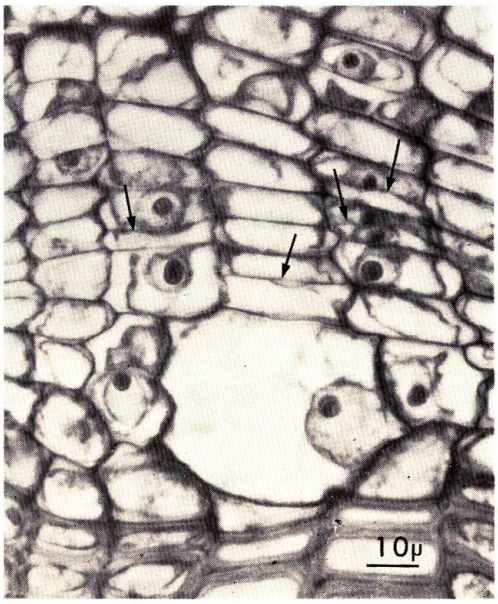

Photo 4.

Plate 4 *Robinia pseudo-acacia* (Hari-enju)

Photo 1. Transverse section of the dormant cambial zone. April 10, 1971.

Photo 2. Initiation of the cambial activity. An arrow indicates the thin tangential wall. A large arrow shows the phragmoplast. April 17.

Photo 3. Transverse section of the divided cells and the differentiating cells. The walls of the enlarging cells are thick. April 24.

Photo 4. Transverse section showing the differentiating earlywood vessel element initiated in the overwintering cell. May 1.

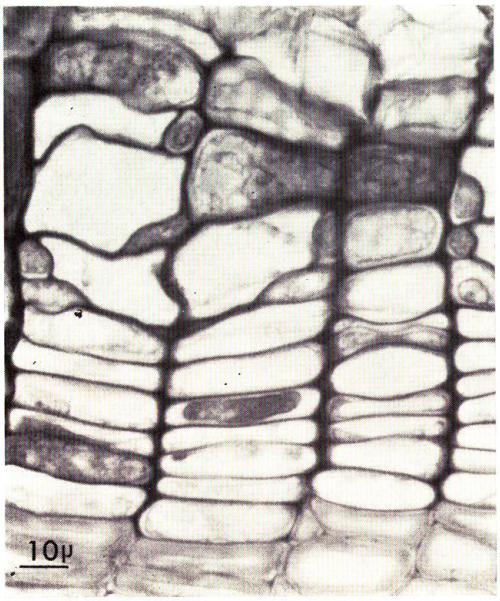

Photo 1.

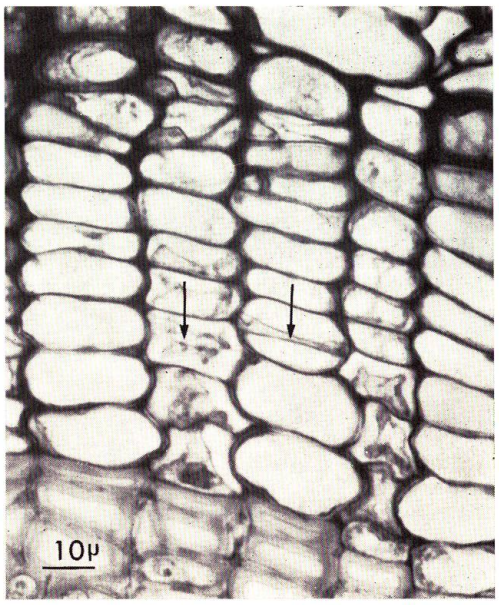

Photo 2.

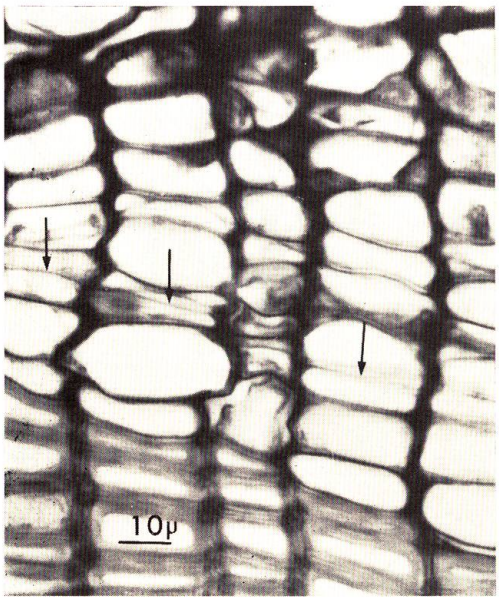

Photo 3.

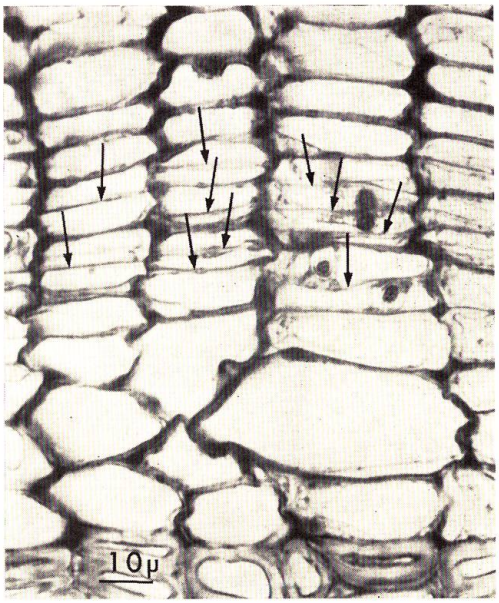

Photo 4.

Plate 5 *Quercus mongolica* var. *grosseserrata* (Mizu-nara)

Photo 1. Transverse section of the dormant cambial zone. April 10, 1971.

Photo 2. Initiation of the cambial activity. Arrows indicate the newly formed walls. April 17.

Photo 3. Differentiation of the cells near the previous year's ring. April 24.

Photo 4. Enlargement of the first earlywood vessel element derived from the overwintering cell. May 1.

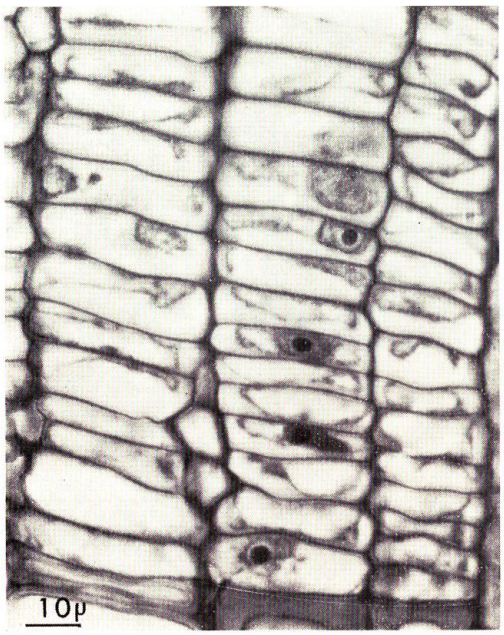

Photo 1.

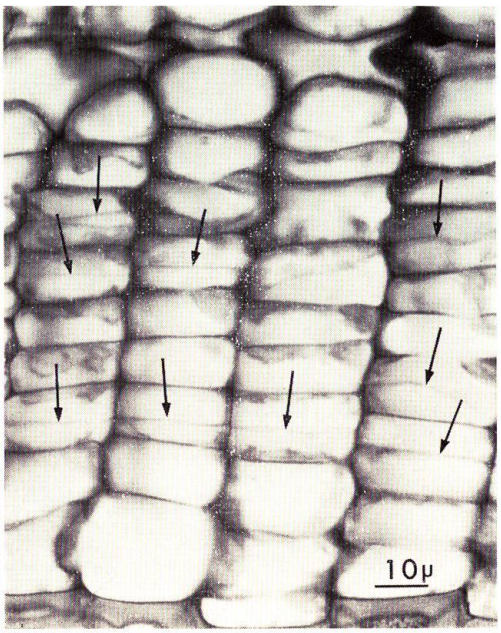

Photo 2.

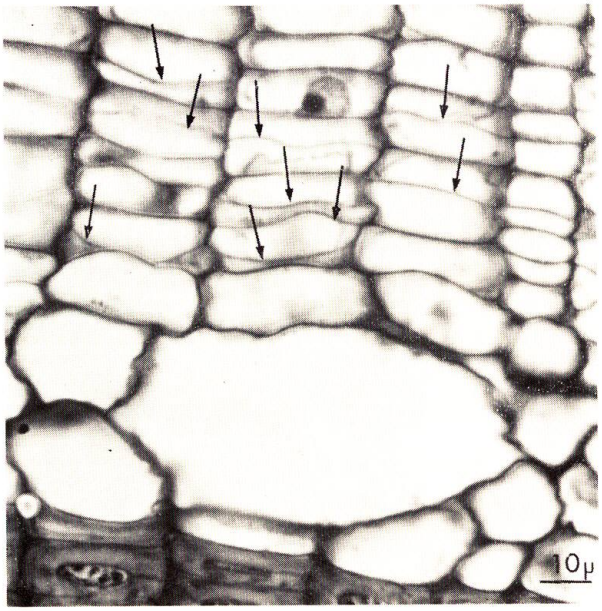

Photo 3.

Plate 6 *Kalopanax pictus* (Hari-giri)

Photo 1. Transverse section of the dormant cambial zone. April 10, 1971.

Photo 2. Initiation of the cambial activity. Arrows indicate the newly formed walls. The cells near the previous ring are enlarging their diameter. April 17.

Photo 3. Differentiation of the new earlywood vessel element initiated in the overwintering cell. April 24.