



Title	ハリギリ(<i>Kalopanax pictus</i>)の2次師部の発達に関する研究
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, 30(1), 145-162
Issue Date	1973-07
Doc URL	http://hdl.handle.net/2115/20920
Type	bulletin (article)
File Information	30(1)_P145-162.pdf



[Instructions for use](#)

ハリギリ (*Kalopanax pictus*) の2次師部の の発達に関する研究*

今川一志** 石田茂雄**

Study on the Development of Secondary Phloem
in Harigiri (*Kalopanax pictus*)

By

Hitoshi IMAGAWA and Shigeo ISHIDA

目 次

I. はじめに	145
II. 研究方法	147
III. 結果および考察	147
1. 季節的発達経過 (群の出現経過)	149
1.1 師部繊維群の分離	149
1.2 第1の師管群の分化	151
1.3 師部柔細胞群の分化	151
1.4 第2の師管群の分化	151
2. 構成要素細胞の成熟経過	152
2.1 師部 繊維	153
2.2 師 管	154
2.3 師部柔細胞	156
IV. 摘 要	156
文 献	158
Summary	158
写真説明	160
写 真	

I. はじめに

一般的に言って、樹皮の組織・構造についての我々の知識は材部のそれに比べ多いとは言えない^{5,6)}。そのうえ、樹皮の形態学的研究はあまり盛んではなく、材部のそれに相当する知識

* この一部は第21回日本木材学会(1971, 名古屋)で発表された。

** 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.

を得るにはまだ可成りの時間が必要であると考えられる。一方、島地(1964)が指摘しているように、“樹木自身の生理的立場から見れば樹皮(特に内樹皮)はむしろ材よりもはるかに重要であるとさえ言うことのできる部分であって、樹皮の構造は単に形態学的な興味の対象となるばかりでなく樹木の生理、特に樹体内の物質移動の問題などに関連してその研究は急がねばならない”と言えよう。また、樹皮の利用を考える場合にも、樹皮の組織・構造およびそれと有機的に結びついた化学的・物理的な基礎的知識の集積が必要である。

このように、樹皮の組織・構造の理解が重要であるにも拘わらずそのための研究が少ないのには幾つかの理由が考えられる。第1に材に比べ利用上の必要性が研究促進に直接的に結びつかなかったこと²⁰⁾、第2にその組織・構造の複雑なこと⁵⁾、第3にその複雑さに由来する技術的問題¹⁵⁾などが挙げられよう。

このように問題点が多いとは言うものの、外国では比較的多くの研究が進められている。例えば、CHANG(1954)による北米パルプ材樹種の樹皮の静的な構造を記載した膨大な研究、ESAU(1969)の師部についての静的・動的構造の集大成、EVERT(1964, 1967, 1970)らによる2次師部の発達経過についての一連の精力的研究、また最近ではMARTIN・CRIST(1971)の研究などがある。

しかし、我国では重松(1958 a, b, 1959, 1960)による松属16種と若干の広葉樹についての静的構造の研究、島地(1964)によるトドマツ内樹皮の発達についての研究ぐらいしかない。その上、最近ではほとんど研究されていない^{13,15)}、国産の樹木の樹皮には形態学的に究明されるべき点が多数残っていると考えられる。

以上のような観点から本研究に着手した訳であるが、一方、著者らによるこれまでの一連の研究をさらに一步進めた意味あいも含まれている。著者らは樹木の木部形成について特にその季節的経過に重点を置いて研究を進めて来た^{11,12)}。その際、その経過において最も重要なものの一つに形成層活動の季節的経過がある。ここに改めて言うまでもなく、形成層はその内方に木部を、外方へ師部を生産して行く。従って、形成層活動を知るには木部形成にだけ注目していたのでは不十分であり、師部形成についても十分な理解が必要となる。

すなわち、ここでは先ず樹皮構造の形態学的把握の第一歩として、また形成層活動を師部形成の面からも理解しようとして研究にとりかかった訳であり、ハリギリ(*Kalopanax pictus*)の2次師部の発達の季節的経過について得られた結果を報告する。なお、ハリギリの木部形成経過については既に報告してあるのでその木部、特に春材道管の発達経過は可成り明らかになっている。それ故、木部形成経過ともできるだけ関連づけながら2次師部の発達経過を述べることにする。また、動的な面からの研究なので複雑な師部の静的構造にも十分な理解が得られるものと考えられる。

本研究を進めるにあたり、北海道大学苫小牧地方演習林(林長・氏家雅男助教授)の方々には試料の採取について大変に便宜をはかって戴いた。ここに深く感謝の意を表したい。

II. 研究方法

ハリギリ (*Kalopanax pictus*) の2次師部の発達する季節的経過を十分に把握できるように研究試料の採取には慎重な配慮がなされた。すなわち、北大苦小牧地方演習林内で良好に生育し、十分な太さを持った成熟木を1969年は3本、さらに1971年には2本選定し、2生長期における5本の供試木についてそれぞれの発達経過を調べた。このようにして試料を得たので、発達経過を論ずる際に最も問題となる個体差および生長期の違いから生ずる経過の差異などを見極めることが可能になり、ここで得られた成果はハリギリ一般にも十分に適用するものと考えられる。

各供試木の胸高部付近から定期的に試料を打ち抜いた (Table 1)。試料は樹皮部・形成層・材部を含む約1 cm 角の大きさで、直ちに FAA 液で固定した^{11,12)}。常法通りセロイジン包埋を行ない、横断面・径断面切片 (10~20 μ) を作製した。ファスト緑とサフラニンの二重染色を主に行ない、カロールの染色にはラクモイド染色²⁾を用いた。

III. 結果および考察

ハリギリ成熟樹幹の樹皮の横断面表面を肉眼で見ると、深い亀裂のある暗褐色の外樹皮とその内側にある淡黄色の内樹皮 (2次師部からなる) とが認められる。この樹皮の内側に材部があり、単例の春材道管が整然と配列しているのが見られる (Photo 1)。

2次師部には師管 (sieve tube)、師部柔細胞 (phloem parenchyma cell)、師部繊維 (phloem fiber)、伴細胞 (companion cell) および師部放射組織 (phloem ray) がある。なお、師部柔細胞には2種類あり、その中央部に大きな細胞間隙を持ち接線方向に帯状に集合している群状のものと、師管と関連して存在しているそれ以外の柔細胞とがある (Photo 2)。また、師管のなかには半径方向に押しつぶされてしまい、それ本来の形状を全く失ってしまったものもある。

これらの構成要素細胞のうちで師部繊維と間隙のある柔細胞はそれぞれ接線方向に帯状に集まり群を形作っているのが見られる。従って、師管も繊維群と柔細胞群とはさまれて群状に見える。その結果、ハリギリの2次師部を群単位に見て行くことが可能で、形成層から外方へ向って、伴細胞と柔細胞とを含む第2の師管群 (S-2)、師部柔細胞群 (P)、伴細胞と柔細胞とを含む第1の師管群 (S-1)、師部繊維群 (F) の順に配列しているのがわかる (Photo 3)。

このように群単位に見て行くと、師管群 (S-2) から師部繊維群 (F) までが1サイクルをなし、基本的にはこのサイクルの繰返しで2次師部ができ上がっていることが理解される。しかし、形成層から2つ目のサイクルになると師管群 (S-2) は半径方向に押しつぶされてしまい、それ以降のサイクルには本来の形状を維持した師管群 (S-2) は見られなくなる (Photo 3 矢印)。

Table 1 にはこれらの細胞群の出現して来た季節的経過が示されている。表の中で、形成層 (Cam) に続いて同一の記号が記されている間はその記号の表わす細胞群が分化中であるか、

Table 1. The Seasonal Development of the Secondary Phloem in Harigiri, *Kalopanax pictus* in 1969 and 1971.

DATE	1969			DATE	1971	
	Tree-1	Tree-2	Tree-3		Tree-4	Tree-5
4-25	Cam-S or C	Cam-S or C	Cam-S or C	3-13	Cam-S	Cam-S
5-10	Cam-S-F-S or C	Cam-S-F-C	Cam-S-F-S or C	27	Cam-S	Cam-S
20	Cam-S-F-C	Cam-S-F-C	4-10	Cam-S or C	Cam-S or C
31	Cam-S-F-C	Cam-S-F-C	Cam-S-F-C	17	Cam-C	Cam-C
6-9	Cam-S-F-C	Cam-S-F-C	Cam-S-F-C	24	Cam-S-F-C	Cam-S-F-C
19	Cam-S-F-C	Cam-S-F-C	Cam-S-F-C	5-1	Cam-S-F-C	Cam-S-F-C
29	Cam-S-F-C	Cam-S- F - C	Cam-S-F-C	8	Cam-S-F-C	Cam-S-F-C
7-9	Cam-P-S-F-C	Cam-P-S-F-C	Cam-P-S-F-C	15	Cam-S-F-C	Cam-S-f-C
19	Cam- g -P-S-F-C	Cam- g - P -S-F-C	22	Cam-S-F-C	Cam-S-F-C
29	Cam- g - P -S-F-C	Cam-/-S-F-C	Cam-S-P-S-F-C	29	Cam-S-F-C	Cam-S-F-C
8-8	Cam-S-P-S-F-C	Cam- P -S-F-C	Cam-S-P-S-F-C	6-5	Cam-S-F-C	Cam-S-F-C
23	Cam-S-P-S-F-C	Cam-S-P-S-F-C	12	Cam-S-F-C	Cam-S-F-C
9-7	Cam-S-P-S-F-C	Cam-/- P -S-F-C	22	Cam-P-S-F-C	Cam-S-F-C
22	Cam-S-P-S-F-C	Cam-/-/-S-F-C	Cam-S-P-S-F-C	7-2	Cam-P-S-F-C	Cam-S-F-C
10-7	Cam-S-P-S-F-C	Cam- g - P -S-F-C	Cam- g - P -S-F-C	19	Cam-P-S-F-C	Cam-S-F-C
26	Cam-S-P-S-F-C	Cam- g - P -S- P - C	Cam-S-P-S-F-C	8-3	Cam-S-P-S-F-C	Cam-S-P-S-F-C
				19	Cam-S-P-S-F-C	Cam- g -P-S-F-C
				9-1	Cam-/-/-S-F-C	Cam-S-P-S-F-C
				15	Cam-S-P-S-F-C	Cam-S-P-S-F-C
				10-9	Cam-/-P-S-F-C	Cam-/-/-S-F-C
				11-15	Cam-/-/-S-F-C	Cam-S-P-S-F-C

Note: Cam; cambium, C; crushed second sieve tube group formed in previous year
 F; phloem fiber group, S; sieve tube group (first or second)
 P; phloem parenchyma cell group
~~g~~, ~~P~~, ~~F~~, ~~C~~; imperfect occurrence of the groups in section
 /; no occurrence of the groups in section
; no sample

またはそれに続く別の細胞群の分化が始まっていないことが読みとれる。そして表中に新たに別の記号が加わった時に初めて別の群の分化が始まったことがわかる。また、或る時期の試料中で認められた細胞群が次の試料では認められなかったような場合も表中から読みとることができるように配慮されている。

このようにして得られた Table 1 の5本の供試木について、それぞれの群の発達経過を比較・検討してみると、各群の分化開始時期などに若干の相違が認められるものの、ほぼ同じ季節的な発達経過を示しているのがわかる。従って、その経過をまとめてみると、ハリギリの2次師部の発達経過は各細胞群の出現して来る経過に基づいて4つに分けることが可能である。初めに繊維群が出現するまでの間、次いで第1の師管群の分化している間、そして師部柔細胞群が分化している間、最後に第2の師管群の分化している間の4段階である。これを時期的に言うと、第1段階は4月下旬頃まで、第2段階は6月下旬頃まで、第3段階は7月中旬まで、第4段階は休止期に入る10月下旬頃までに分割できる。

以上のように、ハリギリの2次師部の発達経過は4段階に区分できるので、この区分毎に順を追って詳細に説明することにする。一方、このような群単位の季節的な発達経過とともに、これらの群を構成している細胞の分化・成熟の経過も2次師部の発達については欠くことのできないものである。しかしながら、各構成要素細胞の成熟経過には季節的な要因の関与する度合は比較的に低いと考えられる。それ故、群の発達経過と各細胞の成熟経過とを一緒に記載することは両方を混乱させ、単に記述を複雑にするに過ぎない。従って、若干の重複は避けられないが、両者の経過は別々に説明することにする。そこで、各群の分化の季節的経過を先に報告し、その後成熟経過を詳細に述べることにする。

1. 季節的発達経過 (群の出現経過)

1.1 師部繊維群の分離

Photo 4 は休止期の形成層帯付近の横断面切片である。この形成層帯は前年度夏材最終部に接し、扁平で、膜の厚い典型的な休止期の細胞からなっている。形成層帯の外側(樹皮側、写真上方)には前年度に分化・成熟した細胞が、内側から第2の師管群、柔細胞群、第1の師管群、繊維群の順にあり、それに続いて押しつぶされた第2の師管群のあることがわかる。

形成層活動の始まる前においては、形成層に最も近くにある第2の師管群はまだ押しつぶされてはいない。しかし、形成層活動が始まる頃になると、この前年度に形成された第2の師管群中の細胞の形状はしだいにそれ本来のものから変化して行く。それまでは成熟時の形状をそのまま維持していた師管群中の細胞はしだいに半径方向につぶれ始め、ついには完全に押しつぶされてしまった (Photo 5)。このような現象は樹木の吸水開始にともなう樹体内部圧の増加の結果であると推定される。しかしながら、第2の師管群だけが選択的にその影響を受け、柔細胞群の外側にある第1の師管群はその影響を受けないこと、また柔細胞群も第1の師管群と同様であることなど釈然としない。この現象についての究明は今後の研究に待つこととし、

ここではその現象を報告するにとどめる。また、この時点では柔細胞群および師部放射組織以外の細胞(師管, 伴細胞, 柔細胞, 繊維)には細胞内容物は全く見られなかった(Photo 6)。

このような現象が見られるとともに、形成層細胞が分裂を始めたのが認められた(Photo 7)。形成層活動そのものの研究の場合には、最初の分裂が師部側の形成層細胞か木部側かを明らかにすることが必要であるが、ここではこの点に関しては深く追求しなかった。樹木の形成層活動(細胞分裂)の始まる時期はその生長期の気象条件などに影響されるので、一定の決まった時期に始まる訳ではない。事実、ハリギリの場合、1969年は4月下旬、1971年は4月中旬と言うように若干の差異が認められ、また同一生長期でも個体差と考えられる相違も認められた。

分裂再開後、直ちに分化が始まる訳であるが、この時にハリギリの2次師部側の形成層帯中の細胞に次のような現象が認められた。光顕下で最初に認められたのは第1の師管群中の初めの師管の分化(半径方向への拡大)であったが、この師管の現われた位置が非常に特徴的であった。すなわち、それまでは通常の形成層細胞と同じ形状を呈していた扁平な2~3個の細胞の内側でこの師管が分化を始めたのである。そのため、この扁平な細胞(future phloem fiber)は形成層から完全に分離してしまった(Photo 8)。このようにして形成層から分離した繊維群はそのままの扁平な形状を維持し続け、それが半径方向へ拡大を始めたのは可成り時間の経過した後であった(Photo 18)。

師管の分化の結果として形成層から分離した繊維群はそれまでは形成層細胞とほとんど同じ形状で、それを識別することはできなかった。また、師管の分化に先立って春先に新生されたものでないことはその接線膜の厚いことから明らかである。それ故、休止期の形成層帯中に既に存在しており、それは前年度に新生されたものと考えられる。すなわち、繊維群はいわゆる越冬細胞^{11,12)}であることが明らかとなった。前報において、ハリギリの木部側の形成層帯中にも越冬細胞のあることが確認されたが、師部側にもそのあることが示された訳である。なお、師部側の形成層帯中に越冬細胞のあることは *Celastrus scandens* L. と *Parthenocissus inserata* FRITSH (DAVIS・EVERT 1970), *Acer negundo* (TUCKER・EVERT 1969) でも知られている。

師部繊維群は越冬細胞から生ずることが明らかになったが、この分離を分化と呼ぶべきかどうかはさらに検討を要するであろう。光顕下での分化の第1段階は表面生長であるが、それに先立って細胞内容物の変化が考えられる。しかし、通常の場合は形成層からの分離と形態的な分化が一致するので、細胞内容物の変化については余り問題にならない。しかしながら、この繊維の場合にはこのような例にはあてはまらない。従って、ここでは分離と言うことにし、適当な呼び方については今後の検討に待ちたい。

一方、師管の分化および繊維群の分離とともに、木部側でも越冬細胞の拡大が進んでいた(Photo 8)。なお、繊維群の分化については後述する。

1.2 第1の師管群の分化

最初の師管の分化に続き、その後の師管の分化も順調に進んで行った。新生・分化した師管が半径方向に2~3個ぐらいになっ頃には木部細胞の分化も可成り進み、春材道管 (future vessel)¹¹⁾ の拡大が見られるようになった (Photo 9)。また、師管とともに伴細胞および師管に関連した柔細胞も分化して来たが、それらの形状が小さいためか、それらの分化についてはほとんど知見は得られなかった。この群中の柔細胞や伴細胞は師管と非常に強い結びつきをもち、むしろ随伴的な意味を持っているので、一般的な細胞分化とは幾分異なる分化経過を考えるべきなのかも知れない。その経過を明らかにするには電子顕微鏡での研究が有効であろう。

1.3 師部柔細胞群の分化

第1の師管群中に師管が3~4個分化された7月上旬頃に、柔細胞群の分化が始まった (Table 1, Photo 10)。この柔細胞はそれが分化しても形成層細胞より幾分大きくなる位で、顕著な相違は認められない。従って、分化直後の柔細胞を切片上で識別することは困難であった。しかし、このような柔細胞は3~4個分化すると、直ちにその中央部で離生的に細胞間隙が形成され始めた (Photo 10)。そのため、群としての分化時期は或る程度推定することができた。

一方、この頃の木部側では分化する細胞は春材から夏材へと変化していく時であった。すなわち、春材道管はほぼ成熟し (木化の進行)、夏材道管などの分化が始まろうとする頃であった (Photo 11)。従って、この時点で師部側ではそれまでの師管群の分化は終了し、柔細胞群の分化の開始、木部側では夏材の分化の開始、と言うように木部・師部ともそれまでの分化経過が変化する時点と言うことができるかも知れない。ESAU (1964, 1965) の言うように、木部の春材・夏材に対応させて、師部を earlyphloem と latephloem とに分けようとするなら、この柔細胞群の出現をその分岐点とすることも可能であろう。

しかし、ハリギリの場合、春夏材の移行時点と柔細胞の出現時点が完全に一致している訳ではなく (Table 1)、この柔細胞群の形成されない部分もあること (Photo 2) などを考えると問題は残る。このような問題は残るにしても、ハリギリの2次師部を木部の春夏材に対応させて、この柔細胞群の出現をもって分割することは2次師部を理解する上からも重要な意味を持つものと考えられる。また、形成層活動の経過を知る上でも非常に興味ある点である。今後さらに明らかにすべき点の一つであろう。

1.4 第2の師管群の分化

柔細胞群に続いて、第2の師管群の分化が始まった (Table 1, Photo 12)。この群中の師管は第1の群中のものよりもその半径径は小さく、またその数も少なかった。第1の群の場合と同様に、伴細胞と柔細胞も師管に附随して分化した。一方、木部側では夏材小道管が盛んに分化していた。

9月下旬頃になると、活発に活動していた形成層細胞はしだいに休止期の状態に近くなり、

細胞分裂はほとんど見られなくなってしまった (Photo 13)。このような形成層を間にしてその内側には木部; 外側に師部が整然と配置しているのが見られた (Photo 14)。

この時点での師部構成細胞群の細胞はすべてそれらが成熟した時の形状のままであった。しかし、10月中旬になると、第1・第2の師管群中の師管、伴細胞、柔細胞はすべてその細胞内容を消失してしまい、単なる形骸だけになってしまった (Photo 15)。このような細胞内容物を持っていない細胞が生きているとは考えられず^{2,6,10)}、従って物質移動も終了してしまったものと考えられる。なお、柔細胞群には何んの変化も認められず、まだ生きていることは明らかである。

以上がハリギリ成熟樹幹(胸高部)における2次師部の発達経過、すなわち各細胞群の出現して来た季節的経過である。すでに明らかになったように、ハリギリの2次師部の発達は、師部繊維群、第1の師管群、師部柔細胞群、第2の師管群の順に分化した結果達成される。従って、この群構成がハリギリの2次師部の1生長期に生産される基本的なパターンであると言える。

しかし、このような基本的な群構成には若干の変動のあることも示された。すなわち、局部的にこれらのうちの或る群、特に柔細胞群、まれに繊維群が生産されない場合も認められた (Table 1)。また、第2の師管群は春先に押しつぶされてしまうことも明らかとなった。

従って、ハリギリの2次師部全般にわたっての基本的群構成は、繊維群、第1の師管群、柔細胞群、そして押しつぶされた第2の師管群からなると考えるべきである。そのため、2次師部中に木部の年輪に相当するものを求めようとする際には、押しつぶされた第2の師管群からなる基本的群構成によるべきであり、さらにその場合にはその出現に変動のある柔細胞群や繊維群を基準とすべきではなく、第1・第2の師管群を基準とする方が適当であろう。

2. 構成要素細胞の成熟経過

ハリギリの2次師部は上述したような経過で、それぞれの群が形成され、季節的に発達して来たが、この群の発達と同時に群を構成する細胞もそれぞれ分化・成熟する。しかし、群の発達経過と異なり、その分化・成熟経過には季節的な要因の関与する度合は低いと考えられるので、いわゆる細胞の分化・成熟経過と見なすことができよう。以下にはこのような観点から、構成要素細胞の分化・成熟経過を取扱うが、それらに季節的な要因が全く関与しないとは断言できない。事実、前述したように第1の師管群と第2の師管群を比較した場合、第1の師管群中の師管の方が第2のものよりも大きく、数も多いことが示された。このことは明らかに、師管の分化・成熟に対する季節的要因の関与した例と考えられるが、それを論ずるには今後さらに詳細な研究が必要であり、本研究の結果からはそれに言及することはできない。

従って、ハリギリの2次師部構成要素細胞の分化・成熟経過についてはこれまでに報告されている研究結果をできるだけ参考にして細胞学的に扱い、季節的な要因を加味した論議はしないことにする。

2.1 師部繊維

この群の分離のところで述べたように、繊維細胞は非常に特異な分化・成熟経過を示した。繊維細胞はいわゆる越冬細胞であり^{11,12)}、前年度生長期末期に新生され、そのままの形状で形成層帯の師部側で越冬した。越冬中の場合には光学顕微鏡で形成層細胞と区別することは不可能であり (Photo 16)、春先の最初の師管の分化によって初めてその存在が認められた (Photo 8)。

繊維細胞が越冬したものであることの外にさらに、その成熟経過も非常に特異的なものであった。通常、形成層で新生された細胞は形成層から遠ざかるにつれてそれと並行して分化・成熟が進行すると考えるのが一般的である。しかし、繊維細胞はこのような一般的な経過とは異なり、形成層からの分離が早いにも拘わらず、7月上旬頃まで扁平な形状をそのまま保持した (Photo 8, 17)。この間、光顕的には全く変化は認められず、それが越冬したままの形状であり、単に形成層から遠ざかったに過ぎないと見なしうる状態であった。

形態的な分化の初めはその半径径の拡大であった。その結果、その横断面は円形となり、それまでの群中における整然とした配列は著しく乱れた (Photo 18)。この段階が表面生長期であるが、拡大にとまらぬ伸長生長についてはそれを明瞭に示す現象を見出し得なかった。繊維細胞はそれが由来する形成層始原細胞よりも長く、通導中の師部において伸長生長を行なうと考えられているが⁵⁾、実際に切片上でその現象を確認することは非常に難しいと思われる。また、形成層始原細胞との長さの比較は始原細胞の確認自体非常に問題のあることなので、その前にここで言う越冬状態の繊維細胞 (future fiber) と成熟後の繊維細胞との長さを比較することも必要であろう。

直径の拡大に引続いて、2次膜の形成が始まった。放射組織間にある1つの群中の繊維細胞についてその横断面から見ると、形成層とは逆の方向にある細胞から2次膜形成が始まり、その内方にあるものへと順次進行して行った (Photo 19)。なお、2次膜の形成が始まった細胞はその膜が厚くなるので、横断面切片を詳細に観察すれば判別できるが、直角ニール間における2次膜の複屈折現象を利用すると、容易にまた極く早い時点からその開始を知ることが可能であった (Photo 20)。

さらに、繊維細胞の2次膜形成はその中央部から始まり、両先端部へ各膜層が進展して行くものと考えられた。すなわち、繊維細胞は紡錘形であり、その両先端部へ行くにつれその直径は小さくなる。従って、横断面切片上において直径の大きなものと小さなものはそれぞれ繊維細胞の中央部と先端部の横断面であると見なすことができる。このようにして2次膜形成開始後の繊維細胞を比較してみると、隣接していても直径の大きな細胞の膜は厚く、一方小さなものは薄い (Photo 21, 22)。それ故、ハリギリの2次師部の繊維細胞の2次膜各層はその中央部から形成され始め、両先端部へ進展して行くと考えられた⁶⁾。

2次膜形成の開始後、すぐに木化が進行して行った。ただし、本研究では木化の指標としてサフラニンによる膜の赤染現象を用いた¹³⁾。木化は先ず、中間層および繊維細胞の接しあ

隅 (cell corner) から始まるのが認められた (Photo 21, 22)。群中の細胞についてみると、2次膜の場合と同様に形成層と逆の方向にあるものから始まり、内方へと順次進行して行った。また、個々の細胞について見ると、2次膜の完成以前、すなわち若干の膜層が形成され、ある程度の厚さになった時にその外方の膜層が赤染されるのが認められた (Photo 21, 22)。従って、木化は2次膜中の各膜層が形成された時点からある時間を経過した後進行するのであり、細胞の2次膜全体の完成を待たずして膜層へ木化が進行するものと考えられる。しかしながら、サフラニンの染色結果に基づいている訳なので木化の進行経過に対して結論づけるのは若干の問題が残る。今後は紫外線顕微鏡などを使い、木化の進行を確実に押えた上での論議が必要であろう。

繊維細胞は9月中にはほぼ成熟した (Photo 23)。成熟した繊維の膜は非常に厚く、よく発達した多層構造を持ち (Photo 24)、強く木化している。2次膜の著しい肥厚にともないその内腔はほとんどなくなり、その細胞内容物も消失してしまった。

なお、このようにして成熟した繊維細胞の2次師部中での立体的なあり方は非常に特徴的である。すなわち、それはほぼ完全な円筒状をなしていると考えられ、2次師部中において何重もの城壁のように存在していた (Photo 25)。師部放射組織がそれを貫通しているのが見られるが、2次師部の機械的強さに対し十分な機能を果しているものと考えられよう。また、繊維細胞は2次師部中ではそのままの形状を保持するとともに、周皮が形成されてそれが外樹皮中にあるようになっても他の細胞とは異なり、その形状は可成りの間そのままであると考えられる (Photo 26)。他の細胞は周皮の形成によってほとんど押しつぶされるようである。

2.2 師管

師管はその機能からも2次師部中で最も重要な構成要素細胞であり、いわゆる形態的な分化とともにその細胞内容物も著しい変質を示す⁹⁾。ハリギリの師管にもこのような変化が見られ、半径径の拡大および膜肥厚が観察された (Photo 8, 9, 12)。しかし、繊維細胞とは異なり、膜肥厚が進んでも直交ニール間での著しい複屈折現象は認められず (Photo 20, 24)、またサフラニンでは全く赤染されなかった。従って、師管には2次膜形成および木化は行なわれないものと考えられる⁹⁾。

また、師管の膜上には道管における穿孔板および膜孔にそれぞれ対応する師板および側膜上の師域が発達する。師板には1個または複数の師域があり、この師域には多数の穴があり、師管同志の連絡が保たれている⁹⁾。ハリギリの師板は階段状に数個の師域が配列しており、若干傾斜して、その正面は径断面切片上に表われる (Photo 27, 28)。この穴の形成については本研究ではほとんど知見を得ることはできなかった。EsAUら (1962)はこの穴の穿孔経過を電顕を用いて研究しているが、穿孔される膜 (中間層と両要素のそれぞれの1次膜からなる)の両側にカロールが円板状に沈着し、その中央部にある原形質連絡を中心として穿孔される。その際カロールは互いに融合してしまうので、穴は初めからカロールによって縁取られている。この

カロースはラクモイドで青染されるので²⁾, 穿孔された師域上には多数の青い環が認められる (Photo 28)。従って, この青い環の見られる師域を持った師管は穿孔されたものであり, 機能を果していると考えることが可能である⁶⁾。

光顕下におけるいわゆる分化が進行すると, その細胞質にも変化が認められた。その核は崩壊し, 見られなくなってしまい, それと相前後して粘着物質 (slime body)^{4,6)} が出現して来た。写真で明らかのように, それは核よりも可成り小さな球状体であり, 師管壁に沿って無数に連なっているのが認められた (Photo 29, 30)。この slime body はその後明確な輪郭を失ない, 液胞中に分散してしまった⁶⁾ (Photo 31)。また, 師管が傷などを受けたとき, この slime 物質は師板上に集積する (Photo 32)。このような状態の slime を slime plug と呼んでいる⁶⁾。

上述して来たように, 新生後師管は種々の分化を遂げ, 成熟するが, それのどの段階で通導機能を果し始めるのかは明らかではない。一応, 師域上の穿孔の完成が一つの目安とは考えられるが, 本研究のような観察手段で機能の面を論ずることは不可能であろう。

成熟した師管はそのまま通導機能を果していたと考えられるが, 10月に入るとその内容物は消失し始め, ついには全く見られなくなってしまった (Photo 15)。また, それと相前後して, 師板上および側膜上の師域には非常に多量のカロースが沈着し, 穴を完全にふさいでしまった (Photo 33, 34)。この多量のカロースは師域上の穿孔の際の穴を縁どるカロースとは全く別の機能を有する。通常, 師管がその機能を失なると, 多量のカロースの沈着, 内容物の消失, つぶれ, などの現象が見られるので⁶⁾, ハリギリの師管はこの頃にその機能を失なうものと考えられる。従って, ハリギリの2次師部中の師管はそれが新生され成熟した生長期だけ栄養物の通導を行なうものと考えられよう。一般的に, 落葉広葉樹の師部は1生長期だけしか通導しないが, 常緑広葉樹ではだいたい2生長期にわたって機能すると言われており⁶⁾, また *Rabinia pseudoacacia* の場合もハリギリと同じであることが報告されている⁴⁾。

休止期近くになって師管中に出現したこの多量のカロースはそのまま冬を越すものらしく, 春先の形成層付近の, 前年度に形成された師管中にも見出された (Photo 35)。前年度に沈着したこのような多量のカロースはそのままあり続ける訳ではなく, 新師管に新たに多量のカロースが沈着する頃にはそのほとんどが消失してしまった。この多量のカロースの季節的な消長は師管の機能とも関連して非常に興味ある問題であり, まだ不明な点も多いので今後さらに研究しなければならない点の一つであろう。なお, ハリギリの師管の場合のように, それが集積した時にはその師管は完全に死んでしまい通導機能も全く失ってしまうような場合の多量のカロースは definitive callose, 一方師管が死なず休止状態になる場合のものは dormancy callose と呼ばれている⁷⁾。

また, 師管の内容物が消失するのと同じくして, 伴細胞や師管と関連している柔細胞の内容物も認められなくなってしまった (Photo 15)。伴細胞やこの柔細胞の核は消失してしまう師管の核のかわりとして機能すると考えられており¹⁰⁾, 師管と非常に密接な関係にあることが推

定されている。ハリギリの師管、伴細胞、柔細胞のそれぞれの内容物が同時に消失してしまったことはこれら3者の密接な関係を示唆するものであると考えられる。

2.3 師部柔細胞

この柔細胞は第1の師管群に引続いて分化して来た。しかし、この細胞はそれが成熟しても若干径が拡大したと見なせる位しか変化はなく、この細胞の成熟経過についてはほとんど知見は得られなかった。しかし、この細胞群には大きな細胞間隙があり、それはその群の分化の極く早い時期に離生的に形成されることは確認された (Photo 10)。この間隙はその横断面で見ると樹脂道の形状に類似しているが (Photo 36)、長い細胞間道を有するものではなく、袋状であることがわかった (Photo 37)。

生長期の終り頃には新柔細胞内にデンプン粒が見られるようになったので、貯蔵機能を果たすものと考えられる (Photo 36 矢印)。また、師管などの細胞内容物が消失しても、この柔細胞の内容物にはなんの変化も認められなかった。この状態は周皮が2次師部内に形成されるまでそのまま維持された (Photo 26)。

IV. 摘 要

ハリギリ (*Kalopanax pictus*) の樹皮構造の解明のための第一歩として、また著者らの一連の研究^{11,12)}を師部の面からも一層深めるために、ここではその2次師部の発達経過について研究した。

試料は北大苫小牧地方演習林内で生育していたハリギリ樹幹から定期的に採取した。試料は常法通り処理し、光学顕微鏡用切片を作り、検鏡した。なお、試料の採取は1969年(3本)、1971年(2本)に行ない、個体差および生長期の違いから生ずる影響をできるだけ排除し、できるだけ一般的なハリギリ2次師部の発達の季節的経過を把握しようとした。

得られた結果は2つに分けて報告された。第1はハリギリの2次師部を構成する細胞群を単位とし、その分化する季節的な経過について述べられた。その経過はTable 1に示されており、群の分化順に従い4段階に分けて述べられた。第2は2次師部構成要素細胞を単位とし、それらの成熟経過について説明された。

1. 季節的発達経過

師部繊維群は前年度に新生され、そのままの状態越冬したものであることが明らかとなった。第1の師管群中の最初の師管の拡大により繊維群は形成層から分離され、そのままの扁平な状態を7月上旬頃まで維持した。

第1の師管群は6月下旬頃まで分化され続けられた。その結果、師管は半径方向に3~4個生じ、それらの間に若干の伴細胞や師管と関連した柔細胞も分化して来た。

7月上旬になると、その中央部に大きな細胞間隙のある柔細胞群が出現して来た。これはちょうど木部の夏材形成の始まりとほぼ一致していたので、この群の出現を分岐点として2次

師部に木部の春夏材に相当するものを求められるのではないかと考察された。

柔細胞群に引続いて第2の師管群が分化して来た。この群中の師管は第1の群のそれに比べ若干小さく、また数も少なかった。

以上の結果、ハリギリの2次師部を構成する基本的な群構成は、その分化順に、師部繊維群、第1の師管群、師部柔細胞群、第2の師管群であることが明らかとなった。しかし、ハリギリの2次師部一般にこの基本的群構成があてはまるのではなく、第2の師管群は翌春に押しつぶされてしまうので、この押しつぶされた第2の師管群からなるものを基本的な群構成と考えるべきであると結論された。さらに、この基本的群構成に基づいて、2次師部中に木部の年輪に相当するものを求める際にはその基準として、その形成に変動のある柔細胞群や繊維群を用いるよりも、第1、第2の師管群によるべきであるとされた。

2. 構成細胞の成熟経過

師部繊維は形成層からの分離が早いにも拘わらず、その成熟過程は可成り遅れて始まることが明らかになった。表面生長により、それまでの整然とした繊維細胞の配列は乱れ、次いで2次膜形成、木化の進行がなされた。その膜形成は群中では形成層から遠くにあるものから始まり、その各膜層は各細胞の中央部から両先端へと進展して行った。木化も2次膜の場合と同じように、形成層とは逆の方向から進み、最初に中間層および cell corner で始まった。2次膜が完成されていず、若干の膜層が形成された時点で木化は2次膜各層中へ進行して行った。

師管の形態的な意味での成熟についてはあまり知見は得られなかった。しかし、それが成熟しても2次膜を持たず、また木化しないことが確認された。一方、分化の進行にともないその細胞内容物には種々の変化が認められた。まず、核が消失してしまい、多数の球状体の小さな slime body が見られるようになり、この slime body はさらに液状となり師管中に分散してしまった。

休止期に近づくと、師管およびそれに附随する伴細胞や柔細胞の細胞内容物は完全に消失してしまい、それらは単なる形骸だけになってしまった。さらに、師管の師板や側膜上の師域上には多量のカロース、すなわち definitive callose が集積され、師域上の穴を全くふさいでしまった。これらの現象から、ハリギリの2次師部中の師管はそれが新生され、成熟した生長期だけしか通導機能を果たさないものと推定された。なお、この多量の definitive callose は翌年に新たな多量のカロースが新師管に集積されるまではそのままの状態であることが認められた。

柔細胞群中の柔細胞の成熟経過についてはほとんど知見は得られなかった。しかし、師管などが細胞内容物を消失してしまってもその内容物には変化は認められず、周皮の形成されるまでそのままの状態を維持した。

また、柔細胞群の中央部にある細胞間隙は通常の樹脂道とは異なり、袋状であることが確認された。

文 献

- 1) CHANG, Y. P.: 1954. Anatomy of common north american pulpwood barks. TAPPI, monograph series No. 14.
- 2) CHEADLE, V. I., E. M. GIFFORD JR. and K. ESAU: 1953. A staining combination for phloem and contiguous tissues. Stain Tech., **28** (2), 49-53.
- 3) DAVIS, J. D. and R. F. EVERT: 1970. Seasonal cycle of phloem development in woody vines. Bot. Gaz., **131** (2), 128-138.
- 4) DERR, W. F. and R. F. EVERT: 1967. The cambium and seasonal development of the phloem in *Robinia pseudoacacia*. Amer. J. Bot., **54** (2), 147-153.
- 5) ESAU, K.: 1964. Structure and development of bark in dicotyledons. In the Formation of Wood in Forest Trees, M. ZIMMERMANN, ed., Academic Press.
- 6) ———: 1965. Plant Anatomy, 2nd, John WILEY & SONS, Inc.
- 7) ———: 1969. The Phloem, Gebrüder Borntraeger.
- 8) ———, V. I. CHEADLE and E. B. RISLEY: 1962. Development of sieve-plate pores. Bot. Gaz., **123** (4), 233-243.
- 9) EVERT, R. F. and W. F. DERR: 1964. Slime substance and strands in sieve elements. Amer. J. Bot. **51** (8), 875-880.
- 10) FAHN, A.: 1967. Plant Anatomy, Pergamon Press.
- 11) 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.
- 12) ———: 1972. 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. 北大演報, **29** (2), 207-222.
- 13) 伊東隆夫: 1971. スギ樹皮の構造と発達. 日本木材学会研究発表要旨.
- 14) MARTIN, R. E. and J. B. CRIST: 1970. Element of bark structure and terminology. Wood and Fiber, **2** (3), 55-74.
- 15) 松崎清一: 1971. トドマツ樹皮解剖テクニックの一例. 北方林業, **23** (10), 21-24.
- 16) 重松頼生: 1958 a. 樹皮の構造に関する研究. 第1報, 樹皮の肥厚, 西京大学々術報告, **10**, 55-60.
- 17) ———: 1958 b. 同上第2報, 樹皮の肥厚と顕微鏡的構造. 西京大学々術報告, **10**, 61-67.
- 18) ———: 1959. 同上第4報, マツ属樹皮の顕微鏡的構造. 京都府立大学々術報告, **11**, 120-125.
- 19) ———: 1960. 同上第5報, スギ樹皮要素の配列について. 京都府立大学々術報告, **12**, 106-112.
- 20) 島地 謙: 1964. トドマツ内樹皮組織の構造と発達. 日林試, **46** (6), 199-204.
- 21) TSOU MIS, G.: 1968. Wood as Raw Material, Pergamon press.
- 22) TUCKER, C. M. and R. F. EVERT: 1969. Seasonal development of the secondary phloem in *Acer negundo*. Amer. J. Bot., **56** (3), 275-284.

Summary

In this paper, the seasonal development of the secondary phloem in Harigiri (*Kalopanax pictus*) was described. Thus, this study is expected to contribute to understand the bark structure, which had been investigated relatively less than the xylem structure. In addition, this process of the development was discussed referring to the xylem development.

The materials containing the bark-cambium-wood were collected from the five trees grown at the Tomakomai College Experiment Forest, Hokkaido University, at one or two weeks intervals in 1969 and 1971 (Table 1). After the usual treatments (FAA, Celloidin) of the materials, the sections for microscopy were cut on a sliding microtome,

and stained with safranin-fast green or tannic acid-ferric chloride-lacmoid.

The secondary phloem of Harigiri consists of the sieve tube, phloem fiber, phloem parenchyma cell, companion cell and phloem ray. They exist in tangential band (group), and the groups orient radially and regularly (Photos 2, 3).

1. Seasonal developmental process.

1.1 Phloem fiber group (F in Photo 3)

The cambial divisions began in late (1969) or middle (1971) April (Photo 7). At about the same time, the cambial derivatives also began to differentiate.

At first, the sieve tube began to enlarge between the cambium and the future phloem fibers, and the overwintering xylem cells¹²⁾ also did (Photos 8, 9). So that the future fiber group was separated from the cambium by the enlarging sieve tubes, but showed no indications of the morphological differentiations and continued to be flat in shape until early June (Photo 17).

In the dormant cambial zone, the future fibers could not be distinguished morphologically from the other cells in it (Photo 15). After the cambial reactivation, no cell divisions were observed at this region where the future fibers had existed probably (Photos 4, 16). Therefore, it is considered that the phloem fibers are the overwintering cells¹²⁾ formed in the previous late season.

1.2 First sieve tube group (S-1 in Photo 3)

The first sieve tube group which occurred between the cambium and the future fiber group differentiated successively to late June (Photo 8). The companion cells and the parenchyma cells which existed in this group occasionally differentiated. When two or three of the sieve tubes were formed radially, the seasonal process transited to the next stage in the development.

1.3 Phloem parenchyma group (P in Photo 3)

Following the first sieve tube group, the phloem parenchyma group having the intercellular space at the center in it (Photos 36, 37) was produced (Photo 10). It is very interesting that the differentiation of the parenchyma group and the maturation (lignification) of the earlywood vessel are almost simultaneous in time (Photo 11). It may be possible that the earlyphloem was separated from the latephloem by the occurrence of the parenchyma group in the secondary phloem formed in each year.

1.4 Second sieve tube group (S-2 in Photo 3)

The second sieve tube group containing the companion cells and the parenchyma cells was differentiated for middle July to middle October (Photo 12). The sieve tubes in this group were more or less smaller in size and fewer in number than ones in the first group. The cells in this group were crushed completely in the next spring at about the same time of the cambial reactivation (Photo 5).

As mentioned above, it was clear that the secondary phloem of Harigiri developed usually in the following order; fiber group, first sieve tube group, parenchyma group, and finally second sieve tube group (Photo 14). But it was sometimes observed that the parenchyma group was not produced and the fiber group also didn't, and further they were disordered one another. So that the basic pattern of the orientation was disturbed considerably (Photo 2). Therefore, in order to determine the annual growth increments in the secondary phloem, it must depend on the crushed cells (second sieve tube group)

or the non-crushed first group.

2. Maturing process of the each element cell.

2.1 Phloem fiber

In spite of the early separation of the fibers from the cambium by the enlargement of the sieve tube, they were considerably delayed to begin their morphological differentiations. The fibers began to enlarge their diameters in middle July, so that they became round in shape in the transverse section (Photo 18). And then the secondary wall formation began soon after the enlargement. In this group, the fibers at a distance from the cambium first began the secondary wall formation, and then the inner ones did (Photos 19, 20). The lignification began at the cell corners far from the cambium and then proceeded inward such as the secondary wall formation (Photos 21, 22). It may be considered that the initiation of the lignification in the wall followed soon after the secondary wall formation. At maturity, it was observed that the fibers had fully developed lamellar structure and were highly lignified (Photos 23, 24, 25).

2.2 Sieve tube

The sieve tubes in both first and second group differentiated morphologically and cytologically. Morphologically, the diameters enlarged and the walls thickened more or less, but they did not show the birefringence of the walls between the cross nicol prisms and the lignification suggested with safranin staining.

However, the remarkable changes were observed in the cytoplasm. As the morphological differentiations proceeded gradually, many slime bodies in the sieve tubes appeared (Photos 29, 30) and then they became fluid-like (Photo 31). The pores lined with callose were observed on the sieve areas (Photos 27, 28).

Approaching to the dormancy, cell contents in the sieve tubes, the companion cells and the parenchyma cells in both groups disappeared completely (Photos 6, 15). And further, it was observed that the mass of callose, definitive callose, was accumulated on the sieve areas (Photos 33, 34, 35). From the disappearance of the cell contents and the accumulation of the definitive callose, it may be considered that the function of the food-conduction is limited only for one season in which the secondary phloem of Harigiri is formed and developed.

Explanation of photographs

- Photo 1.** Macroscopical transverse surface of the bark and the xylem of Harigiri. OB: outerbark IB: innerbark (secondary phloem), X: xylem.
- Photo 2.** Microscopical transverse section of the bark. Most of the phloem elements (groups) are orientated regularly but some of the phloem fiber groups and the parenchyma groups irregularly (arrows). May 8, 1971.
- Photo 3.** The basic pattern of the orientation of the groups in the secondary phloem. C: crushed cells, F: group of the phloem fibers, S-1: group of the first sieve tubes containing the companion cells and the parenchyma cells, P: group of the phloem parenchyma cells having the intercellular space, S-2: group of the second sieve tubes containing the companion cells and the parenchyma cells, Cam: cambial zone, X: xylem.

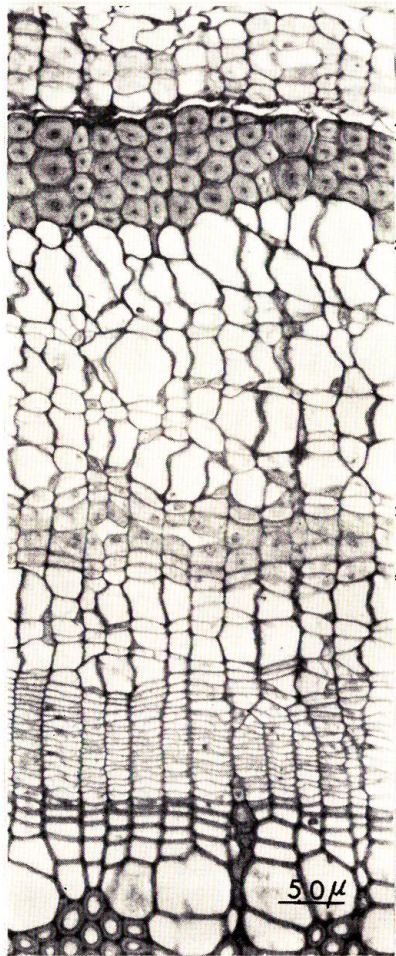
- Photo 4.** Secondary phloem adjacent to the cambial zone before its reactivation. Second sieve tubes (arrow) and the others which were formed in previous year retain their mature sizes. March 27, 1971.
- Photo 5.** Crushed cells between the cambial zone and the parenchyma group. Compare with Photo 4. C: crushed cells (group of the second sieve tubes formed in previous year). April 17, 1971.
- Photo 6.** Disappearance of the cell contents in the sieve tubes, the companion cells and the parenchyma cells. S: sieve tube, C: companion cell, P: parenchyma cell. April 10, 1971.
- Photo 7.** Division of the cambial cell (arrow). April 17, 1971.
- Photo 8.** Enlargement of the first sieve tubes between the cambial zone (Cam) and the future phloem fiber group (F). EX: enlarging xylem cells, R: phloem ray. April 24, 1971.
- Photo 9.** Enlargement of the sieve tubes (S-1) and the earlywood vessel (V). May 10, 1969.
- Photo 10.** Differentiation of the parenchyma group. Arrow indicates the intercellular space at the center in the group. July 2, 1969.
- Photo 11.** Mature earlywood vessel (V) and differentiating parenchyma group (arrow). July 2, 1971.
- Photo 12.** Differentiation of the second sieve tube group. The group (S-2) is produced following the differentiation of the parenchyma group (P). Aug. 3, 1971.
- Photo 13.** Inactive cambial cells near the dormancy. The wall of the cambial cells are thick such as a dormancy (Photo 16). Sept. 22, 1969.
- Photo 14.** Orientation of the newly formed groups; fiber (F), first sieve tube (S-1), parenchyma (P), second sieve tube (S-2), in order. Sept. 22, 1969.
- Photo 15.** Disappearance of the cell contents in the sieve tubes, the companion cells and the parenchyma cells. Oct. 26, 1969.
- Photo 16.** Dormant cambial cells. Future phloem fibers can not be distinguished morphologically. March 27, 1971.
- Photo 17.** Flat future phloem fibers. The fibers (F) are separated from the cambial zone by the enlargement of the sieve tube group (S-1). June 29, 1969.
- Photo 18.** Enlargement of the phloem fibers. The fibers (F) become round as a result of the enlargement. Compare with Photo 17. July 9, 1969.
- Photo 19.** Initiation of the secondary wall formation of the fibers. Fs: fibers after beginning of the formation. F: fibers before beginning of the formation. July 19, 1969.
- Photo 20.** Birefringence of the secondary wall of the phloem fibers between cross nicol prisms. Corresponding to Photo 19.
- Photo 21.** Proceeding of the secondary wall formation and the lignification of the fibers. Arrows indicate the lignified cell corner stained red with safranin (black in photo). July 19, 1969.
- Photo 22.** Later stage of the formation and the lignification of the wall of the phloem fibers. See the difference of the wall thickness of the fiber between the large diameter and small. Aug. 3, 1971.

- Photo 23.** Mature phloem fibers. The secondary wall are very thick and highly lignified. Sept. 22, 1969.
- Photo 24.** Birefringence of the mature secondary wall of the fibers. It is clear that it has the fully developed lamella structure. Corresponding to Photo 23.
- Photo 25.** Phloem rays (R) through mature phloem fibers in the tangential section.
- Photo 26.** Phloem fibers in the outerbark. The group (F) is separated from inner bark by the periderm. C: cork cambium, Cc: cork cells.
- Photo 27.** Pores lined with no callose in the sieve areas on the sieve plates.
- Photo 28.** Pores lined with callose. Black small circles in photo indicate the callose cylinders stained blue with lacmoid. Aug. 19, 1971.
- Photo 29.** Slime bodies (arrows) in the differentiating sieve tubes. May 10, 1969.
- Photo 30.** Slime bodies (arrows) in the sieve tube in a radial section. June 9, 1969.
- Photo 31.** Fluid-like slime substance (large arrow) and nucleus (arrow) in the sieve tubes. June 9, 1969.
- Photo 32.** Slime plug (arrow) on the sieve plate. Aug. 23, 1969.
- Photo 33.** Accumulation of the callose on the sieve areas. Mass of the callose, definitive callose (arrows), is deposited in the newly formed sieve tubes. Nov. 15, 1971.
- Photo 34.** Definitive callose on the sieve plates. Oct. 7, 1969.
- Photo 35.** Previous year's definitive callose (arrows). March 27, 1971.
- Photo 36.** Parenchyma group in a transverse section. The group has the round intercellular space (arrow). The parenchyma cell contains the starch grains (small arrows) and nucleus (double small arrow). Sept. 22, 1969.
- Photo 37.** Parenchyma group in a radial section. The group has the round intercellular space (arrow).

Photo 1.



Photo 2.



OB

IB

X

C

F

S-1

P

S-2

Cam

X

Photo 3.

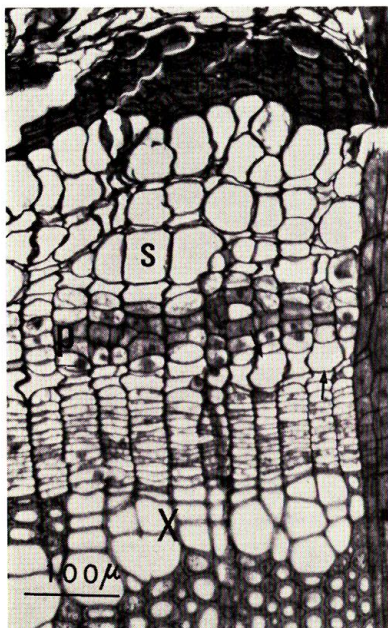


Photo 4.



Photo 7.

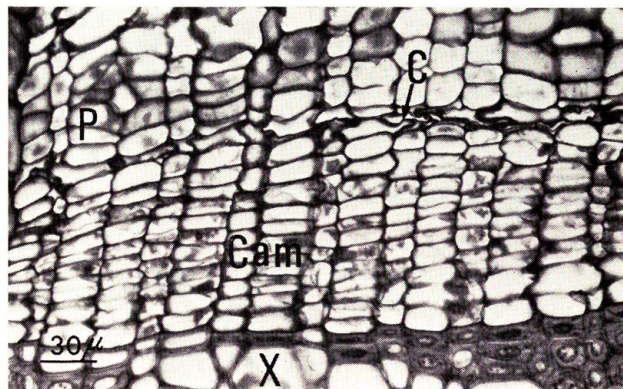


Photo 5.

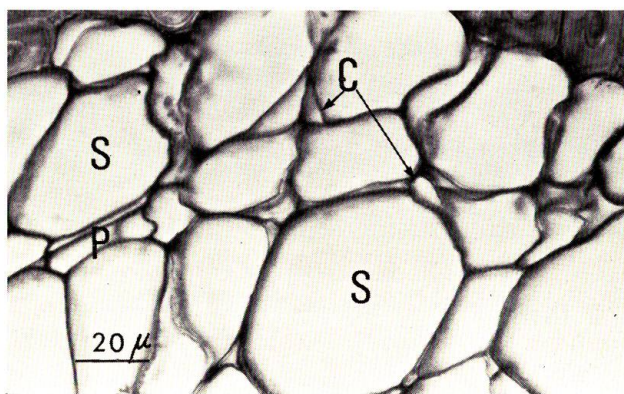


Photo 6.

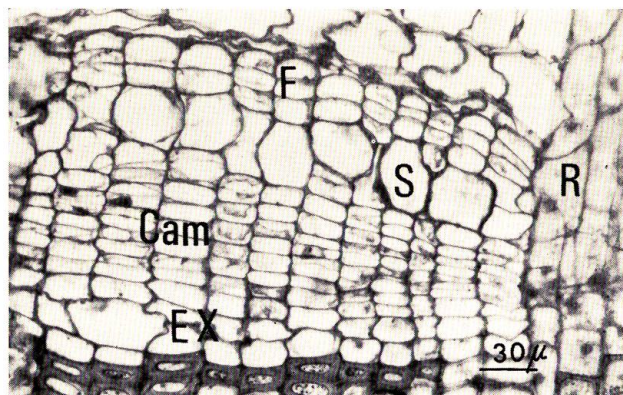


Photo 8.

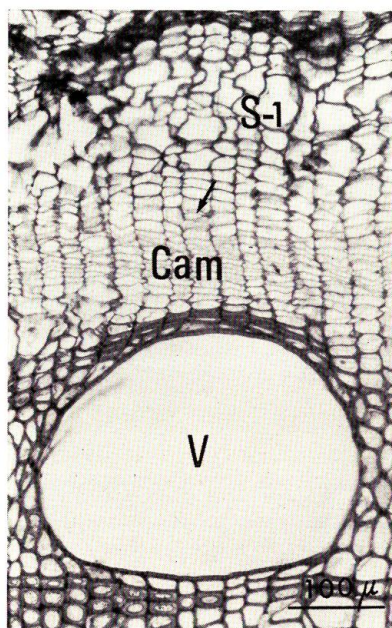


Photo 11.

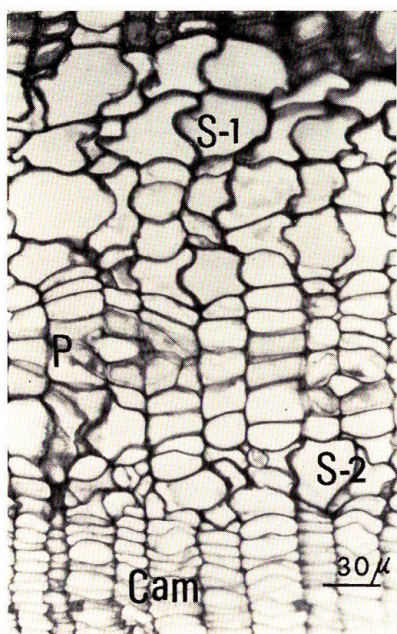


Photo 12.

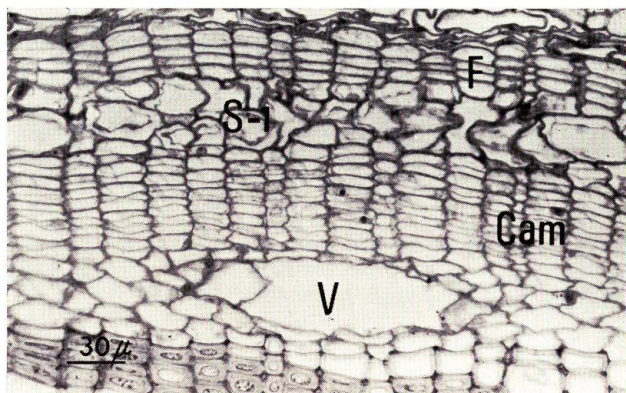


Photo 9.

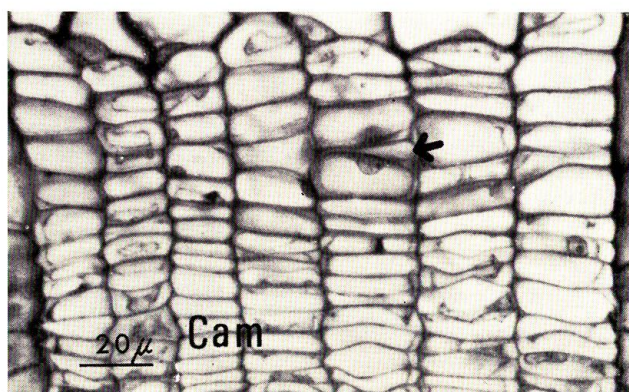


Photo 10.

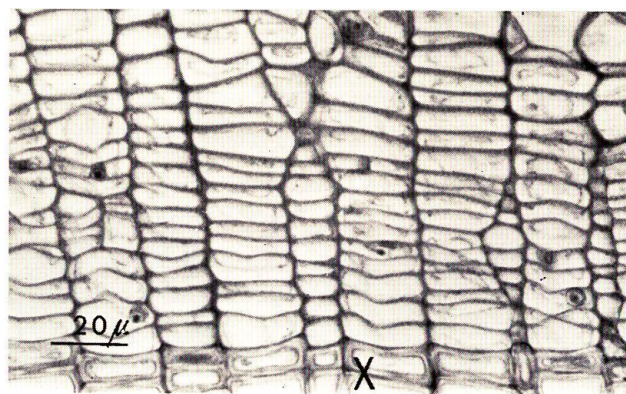


Photo 13.

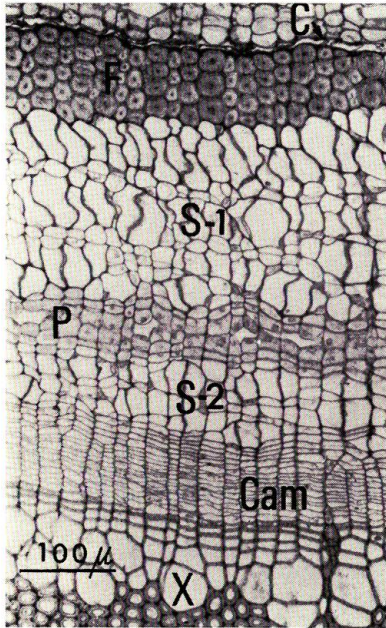


Photo 14.

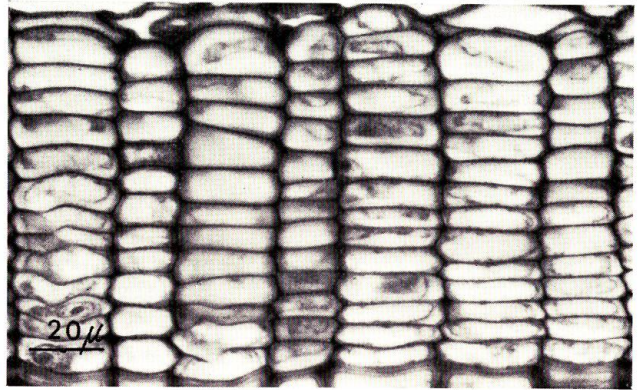


Photo 16.

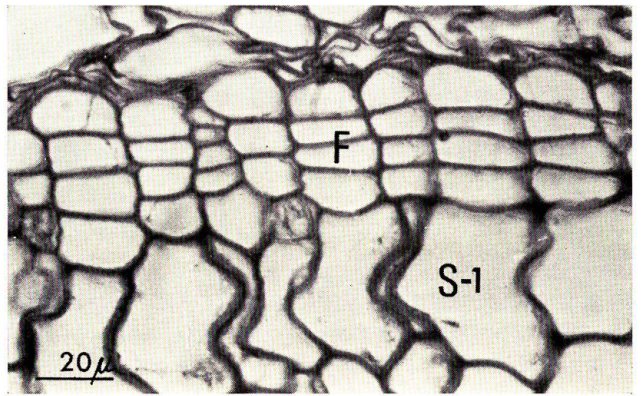


Photo 17.

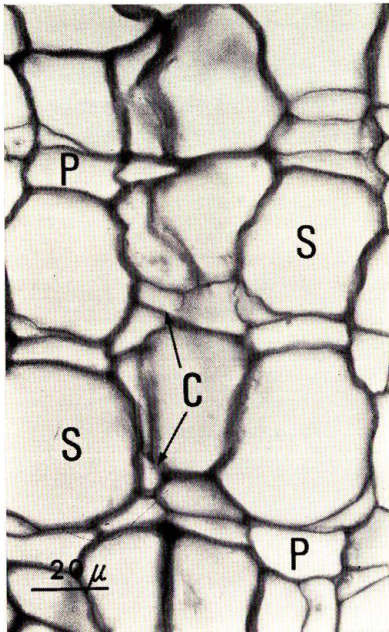


Photo 15.

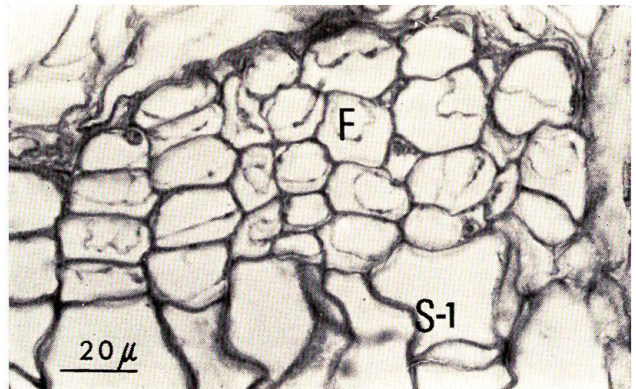


Photo 18.

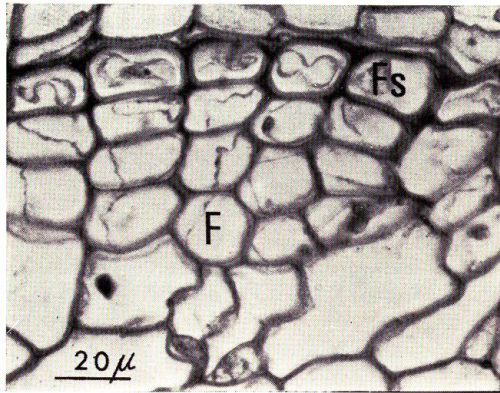


Photo 19.

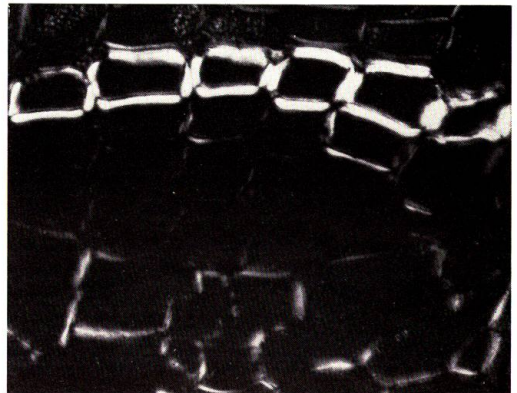


Photo 20.

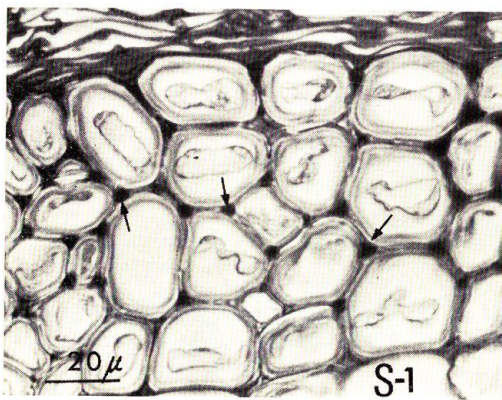


Photo 21.

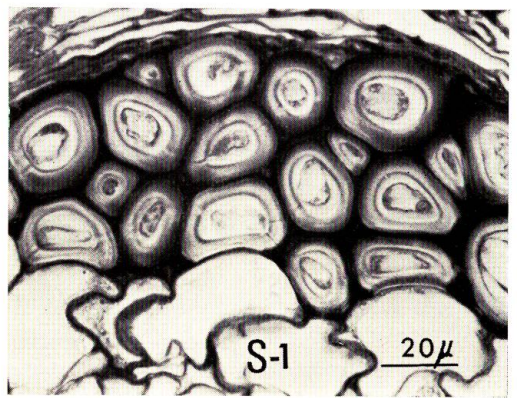


Photo 22.

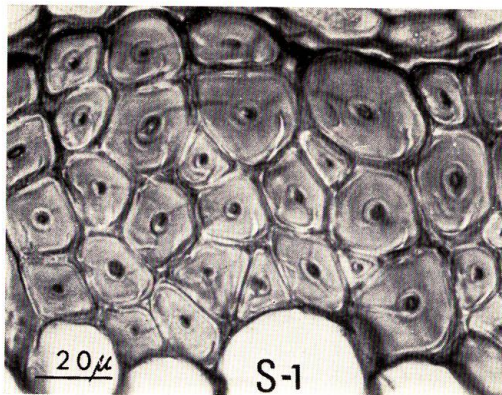


Photo 23.



Photo 24.

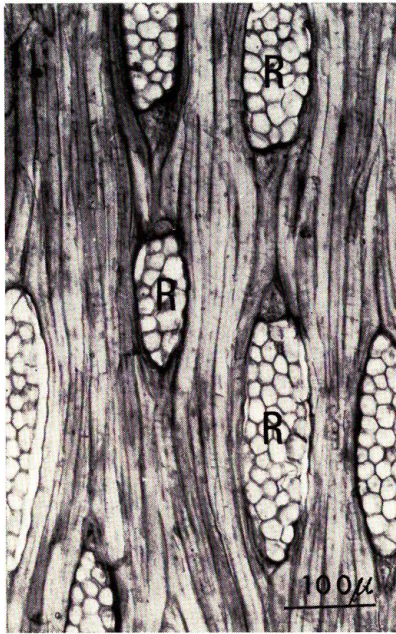


Photo 25.

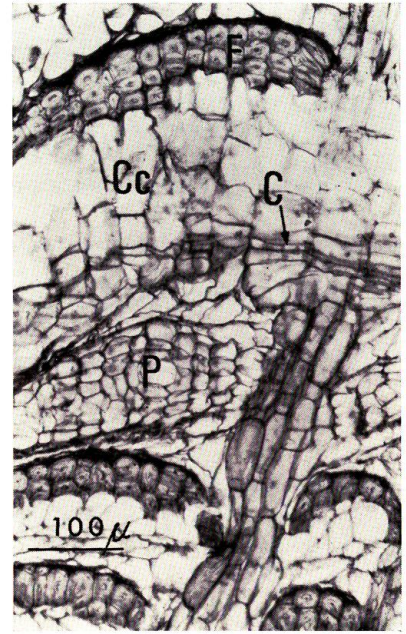


Photo 26.

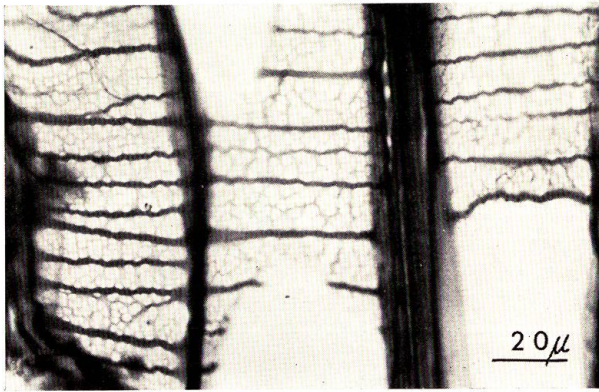


Photo 27.



Photo 28.

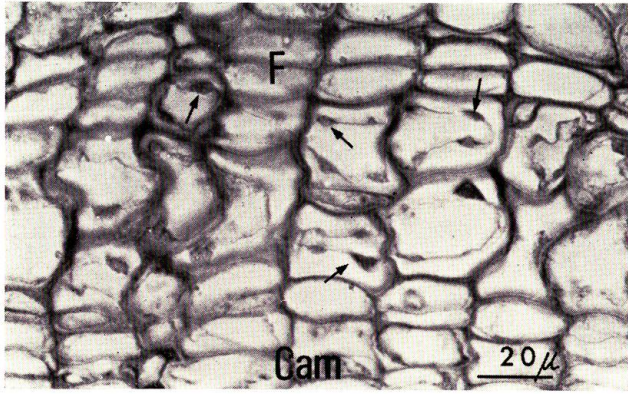


Photo 29.

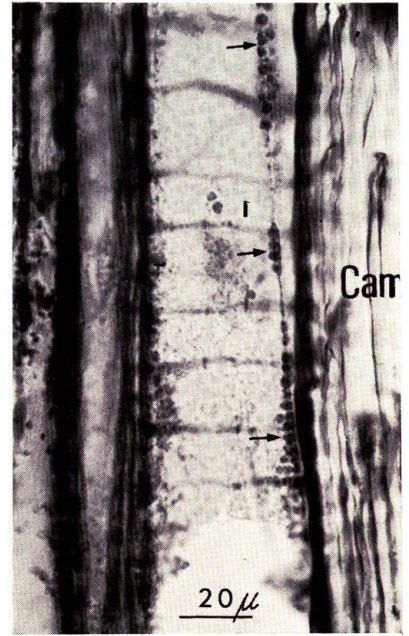


Photo 30.



Photo 31.



Photo 32.

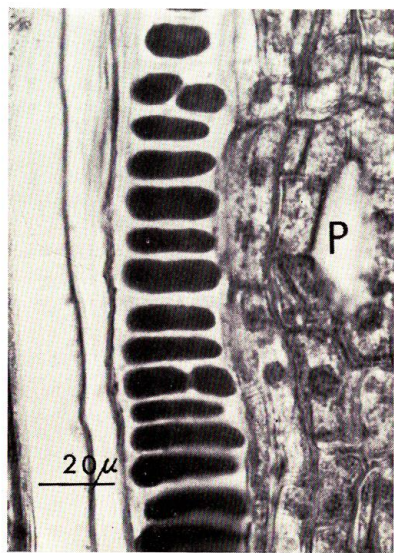


Photo 34.

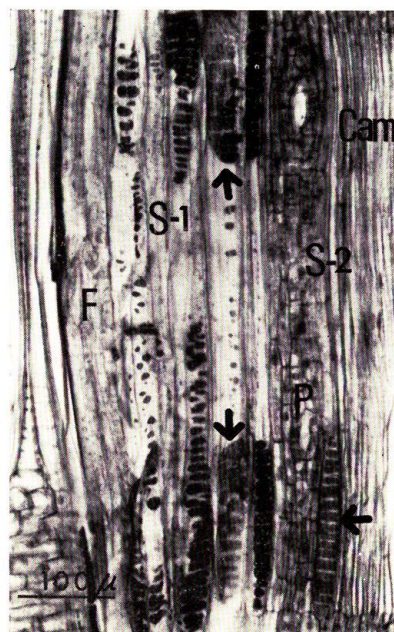


Photo 33.

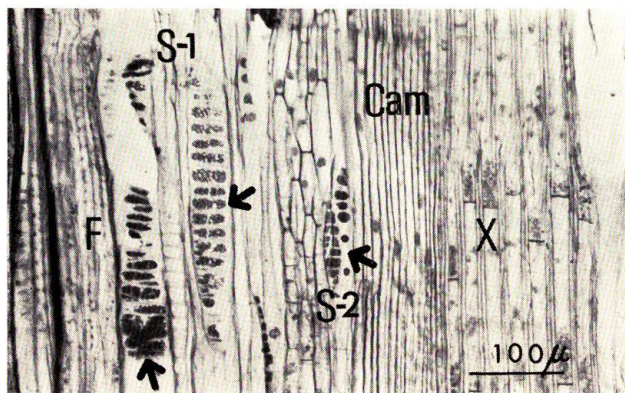


Photo 35.

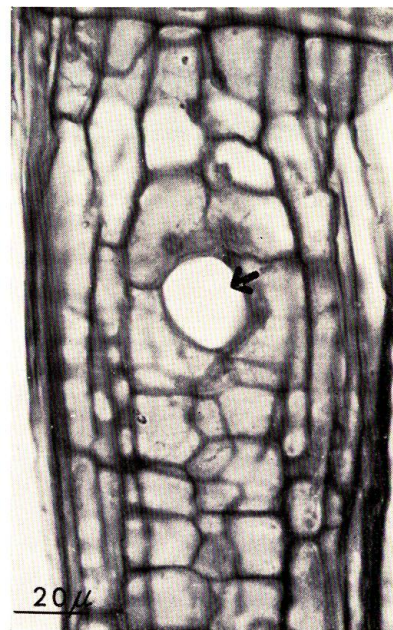


Photo 37.

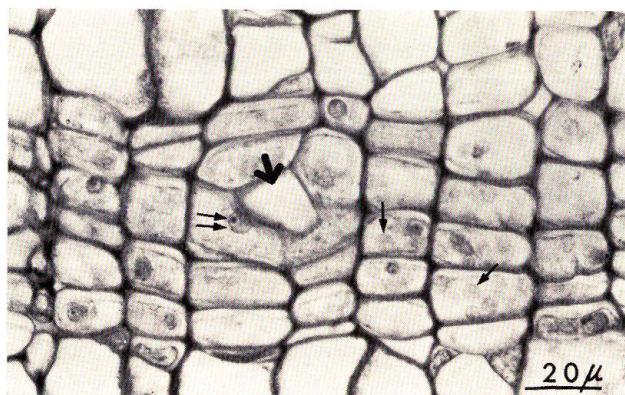


Photo 36.