



# HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	樹木の木部形成に関する研究：Ⅰ. カラマツ(Larix leptolepis GORDON)におけるその季節的経過
Author(s)	今川, 一志; IMAGAWA, Hitoshi; 石田, 茂雄 他
Citation	北海道大學農學部 演習林研究報告, 27(2), 373-394
Issue Date	1970-11
Doc URL	<a href="https://hdl.handle.net/2115/20880">https://hdl.handle.net/2115/20880</a>
Type	departmental bulletin paper
File Information	27(2)_P373-394.pdf



# 樹木の木部形成に関する研究

## I. カラマツ (*Larix leptolepis* GORDON) におけるその季節的経過

今川一志\* 石田茂雄\*\*

Study on the Wood Formation in Trees  
Report 1. Seasonal Development of the Xylem Ring of  
Japanese Larch Stem, *Larix leptolepis* GORDON

By

Hitoshi IMAGAWA and Shigeo ISHIDA

### 目 次

I. 序 言 .....	373
II. 研究方法 .....	375
1. 供試木および試料の採取と処理 .....	375
2. 観察および測定方法 .....	376
3. 生長計 .....	378
III. 結果および考察 .....	378
1. 形成層細胞の分裂開始 .....	380
2. 1次膜帯 .....	380
3. 2次膜帯 .....	382
4. 春材細胞形成の終了 .....	383
5. 新生細胞の成熟 .....	384
6. 細胞分裂回数 .....	385
7. 新生細胞の数とその幅 .....	387
8. 直径生長 .....	388
IV. 結 論 .....	389
V. 摘 要 .....	390
文 献 .....	392
Summary .....	393
写真とその説明 .....	394

### I. 序 言

樹木は伸長生長・肥大生長によってその大きさを増してゆく。肥大生長機構は形成層の分裂活動と新生細胞の分化・成熟によって総合的に定まるが、これらはその個体固有の形質と外

\* 北海道大学農学部林産学科 木材理学教室 助手 農学修士

\*\* 北海道大学農学部林産学科 木材理学教室 教授 林学博士

部生長条件に支配される。生長条件の周期的変化による形成層活動、細胞分化機構などの周期性にもとづいて樹幹材部には、それ自体それぞれ固有の構造をもつ年輪（生長輪）が形成され、樹幹はこれら年輪の順次積み重ねられたものとして理解される。いうまでもなく樹幹の材質は、主としてその巨視的・微視的な組織構造によって定まるが、材構造はその樹幹の肥大生長経過によって大きく影響される。

木材を有効に利用しようとする場合、われわれはその材質について十分な認識をもたなければならぬことは当然であり、材質の認識は材の構造、さらにはその形成過程についての理解を得てはじめて十分なものとなりうる。のみならず形成過程と材質の間の因果関係についての知見は育成林業において欠くことのできない一つの基礎としての重要な意味をもっている。

このような観点から筆者らは、樹木における木部形成に関する研究に着手したが、ここではカラマツにおけるその季節的経過について観察した結果を報告する。

木部形成問題はこれを2つの観点から検討してゆくことができる。1つは細胞の新生、その分化成熟の過程であり、1つは主として成熟細胞の形態とその蓄積過程で、前者は細胞学的な領域の問題であり、後者は木材組織学的ないしはそれにもとづく生長論的な領域の問題である。しかし本研究ではこの両者を特に峻別せずに進めてゆく。

新生細胞の成熟過程は形成層細胞の分裂、新生細胞の表面生長、2次膜の形成、木化の4つの段階に分けられる。しかしこれらの4段階は厳密に区分されるものではなく、2次膜の形成は表面生長の完了を待たず、また木化は2次膜の完成以前に始まり、各段階はおのおの重複しあっている<sup>24)</sup>。

第1の段階は形成層細胞の分裂（有糸核分裂と細胞板の形成）による新細胞の誕生である。この際、細胞板を形成する隔膜形成体に比べ母細胞は非常に長いので有糸核分裂後しばらくの間、隔膜形成体は母細胞中に存在する。通常これが有糸核分裂をした母細胞を示す一つの指標となる<sup>27)</sup>。

第2の段階は新生細胞の径および長さの増加である<sup>15)</sup>。しかし分裂能力のある細胞（形成層細胞）とこの段階に入ったばかりの細胞（分化を始めたばかりの細胞）とを区別するのは非常にむずかしい<sup>27)</sup>。この実際的な困難を避けるために、WHITMORE・ZAHNER (1966)<sup>26)</sup>は成熟過程の細胞を2次膜形成開始前と後とに分け、それぞれを1次膜帯、2次膜帯として取り扱っている。

第3の段階は1次膜だけであった新生細胞の2次膜形成である。それは細胞の中央部からその先端へと徐々に進行する<sup>25)</sup>。

第4の段階は新生細胞の膜の木化である。それは細胞のコーナーから始まると考えられている<sup>23)</sup>。

以上が新生細胞個々の成熟過程の大略であるが、前述したように年輪形成（木部形成）はこれらの個々の過程がそれぞれ継続してなされるものであり、さらにそれは季節の推移の影響を

敏感にその経過に示す。たとえば細胞分裂頻度についてみると、これは形成層中の細胞数またはその幅(半径方向)で間接的にみることができ、休止期(冬期)には通常2~3個しかない細胞が細胞分裂の活発な5月には30個にも増加し<sup>21)</sup>、その幅も100~150 $\mu$ 、時には300 $\mu$ にも拡大し<sup>2)</sup>、その後は急激に減少、縮小して再び休止状態になる。このように分裂頻度は季節的に変化するので、それに続く各分化段階の経過も季節の推移の影響を受けると考えなければならない。

本研究では北海道産カラマツ (*Larix leptolepis* GORDON) の木部形成の季節的経過を主として個々の新生細胞の成熟過程について1生長期間調べたが、若干の成果を得たのでここに報告する。また樹幹径の増加経過を生長計を用いて調べ、実際の木部組織の形成経過との比較も行なった。

なお本研究を進めるにあたり、試料採取ならびに測定に際し便宜を与えられた北海道大学苫小牧地方演習林(林長 谷口三佐雄助教授)、とくに同演習林前田豊助手に心から感謝します。

## II. 研究方法

従来、樹幹の木部形成の季節的経過を調べるために2つの方法が行なわれている。すなわち、試料を採取する方法によって、生長期間中何本かの供試木を定期的に順次伐採してゆく方法と<sup>1)</sup>、生長期間中供試木の樹幹から定期的に小ブロックを打ち抜く方法<sup>21), 26)</sup>とである。一般に伐採による方法では供試木間の個体差の影響を無視することができず、一方、打ち抜きによる方法では個体差はないが、樹幹を傷つけるので、その付近では正常な生長が乱されるおそれがあり、実験にあたっては打ち抜く位置、その回数、打ち抜き方法などを十分考慮しなければならない。

そこで本研究ではこれらの2つの方法の各長所を組合せて試料を採取することにした。すなわち、試料は樹幹からの打ち抜きによったが、1供試木あたりの打ち抜きの回数をできるだけ少なくするために供試木の数をふやし、またそのための個体差の影響をできるだけ排除するため、各2本ずつの2つのグループをつくり、それらのグループから交互に1本の供試木からは1個の試料を打ち抜くようにした。これらの複数の試料から試験地における平均的なカラマツ樹幹の生長経過を得ようとした。

### 1. 供試木および試料の採取と処理

北大苫小牧地方演習林幌内事業区39林班に昭和6年に植栽されたカラマツの中から樹形および最近数年間の生長、すなわち、年輪幅のほぼ等しい4本(過去5年間の平均年輪幅2.3~2.6 mm, 胸高直径30~31 cm, 樹高約17 m)を選んだ。試料の採取は1967年4月25日から11月1日までの間、10日間隔で、2つのグループから交互に計20回行なった。すなわち、同一供試木についてみると、20日間隔に計10回であった。

また前年度の予備実験によると、打ち抜いた跡の周囲5~10 cmにわたり傷害樹脂道が形

成されることがわかったので、各試料はなるべく離れた所から採取する必要があった。一方、年輪幅は同一木でも位置によって違いがありうるので、逆に各試料はできるだけ接近した位置から採取する必要があった。以上の点から、試料は樹幹の一方位(北側)胸高部(地上1.3 m)を中心とした縦40 cm、横20 cmの範囲から採取した。各試料は樹皮をつけた、少なくとも2~3年輪を含む、最大1 cm角の大きさであった。試料を採取した跡はワセリンをぬって、腐朽菌の侵入および乾燥して材部が割れることを防いだ<sup>27)</sup>。打ち抜き後直ちにFAA (Formalin Aceticacid Alcohol) で固定し、セロイジンで包埋して<sup>20)</sup>、樹皮部を含む顕微鏡切片(厚さ10  $\mu$ )をつくった。

## 2. 観察および測定方法

細胞についての観察および測定は、横断面切片上で、前年度の夏材最終部と前年度の師部最終部の間、すなわち新生木部、形成層、新生師部の各細胞からなる半径方向列についてその接線径のなるべく大きな5細胞列に限定して行なった。このように限定したために、半径方向列中にある細胞はそれ自身のほぼ中央部の横断面とみなすことができる。またその列中の細胞数は直ちに細胞分裂の回数とみなせる。4本の供試木から木部形成の一般的傾向曲線を求めるために、各試料の上述の5細胞列から以下に述べる各測定項目についての平均値を求め、それらをグループ中の2本の供試木(2個の試料)について平均して、本実験におけるカラマツの各測定時点での値とした。

形成層の細胞分裂が始まると、切片上にはまもなく形成層細胞の他に分化段階に入った細胞が出現するようになる。新生細胞はまずその半径径の拡大を始める。しかし実際にはその出発点を光学顕微鏡下で判断するのは非常にむずかしい。さらに、形成層細胞は木部母細胞(Xylem Mother Cell)と師部母細胞(Phloem Mother Cell)と、その間にある始原細胞(Initial Cell)とからなると考えられているが<sup>28)</sup>、各々を識別する方法はまだ確立されていない<sup>3)</sup>。

以上のことから、本研究では前述した細胞列をWHITMORE・ZAHNER (1966)<sup>26)</sup>の方法に準じて、3つに大別して扱った。細胞列を直交ニコル下でみて、複屈折の低く暗い部分を1次膜帯、その木部側で光っている部分を2次膜帯、師部側で光っている部分を師部と呼ぶことにした(Fig. 1)。この1次膜帯には形成層細胞と2次膜形成前の新生細胞が、2次膜帯には2次膜形成開始以降の新生木部細胞が、師部には2次膜形成開始以降の新生師部細胞が、それぞれ含まれる。これらの1次膜帯、2次膜帯および師部に含まれている細胞の総数と半径方向の総幅を新生細胞総数と新生細胞総幅と呼ぶことにした。

新生木部細胞は各分化段階を通過して、仮道管としての膜構造を完成する。細胞膜の肥厚は原形質によってなされるので<sup>22)</sup>、新生細胞の内腔中に原形質が観察できなくなった時に膜の肥厚は終了し、一応膜構造は完成したとみることができよう。本研究では内腔中に原形質の消失した時をもってその細胞は成熟したと考え、それを成熟仮道管と呼ぶことにした。原形質の確認は酸性フクシンで染色して行なったので<sup>8)</sup>、極く少量の存在でも容易に判別できた。なお

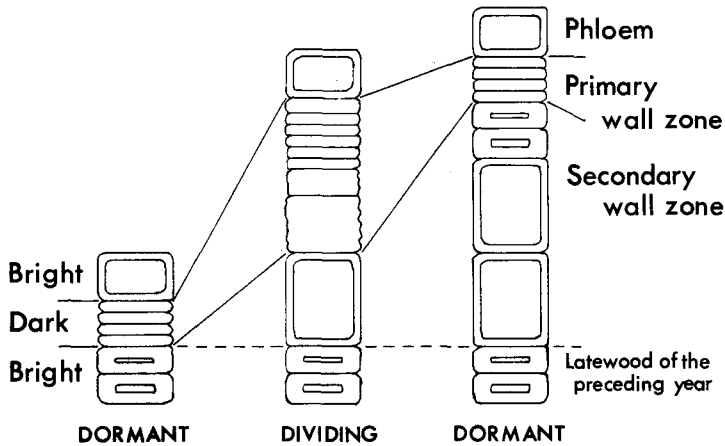


Fig. 1. Diagram of the newly formed cells and the cambial cells between cross nicol prisms.

本論文では第4の段階については論及しないで、一応上述のように細胞の成熟を規定した。

木部形成の季節的経過のうち一つの特異点としての夏材の形成開始時期の決定が重要な課題となるであろう。従来の夏材区分法<sup>6),12),19)</sup>は細胞の径および膜厚に基づいたものであり、従ってそれらの方法によると、仮道管の成熟を待たねばならない。一方、新生木部細胞は膜厚よりも先にその径が確定する<sup>15)</sup>事から、外形寸度(半径径, 接線径)から“夏材”を規定すれば分化の第2段階の終了時には“夏材”を決定することができるので、筆者らは以下に述べるように試みてみた。すなわち、供試木の前年度の年輪につき、なるべく接線径の大きな細胞列中の仮道管の接線径(T)に対する半径径(R)の比(R/T)を求めてみたのがFig.2である。それによると、半径径と接線径の等しい点(R/T=1.0)はMork<sup>12)</sup>の定義(L/M=2)のところが春夏材の境界、LはLumen幅、Mは膜厚)による境界(Fig.2の実線)よりも春材側に出現した。

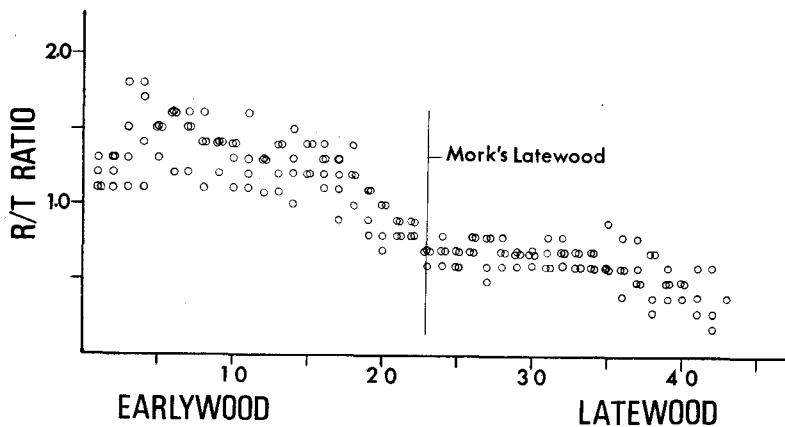


Fig. 2. An example of R/T ratio variation from earlywood to latewood in a growth ring of sapwood. Each sopt shows the value of R/T ratio of one tracheid in each of four radial rows selected for the measurement.

この結果は佐伯(1963)<sup>19)</sup>とも一致し、さらに加納(1954)<sup>6)</sup>は細胞が扁平( $R/T \leq 1.0$ )で細胞膜の最大があらわれてくるまでを秋材としていることなどを考えると、 $R/T$ 比、1.0が出現する以前に形成される細胞はすべて典型的な春材細胞とみなしてもよいであろう。従って、本研究では $R/T$ 比、1.0の点の出現をもって、一応典型的な春材細胞(以下では単に春材細胞と記す)の形成は終了し、それ以降は夏材へと移行して行くものと考えた。

### 3. 生長計

生長計は古くから用いられているが<sup>13)</sup>、それはすべて樹幹表面と基準面との距離の変化を測定することに基づいている。すなわち、肥大生長の結果この距離は減少し、それを生長量とみなすのである(Fig. 3)。本研究ではREINKE(1932)<sup>17)</sup>のPrecision Dendrometerを参考にして製作したダイヤルゲージ生長計を用いた(Photo 1)。基準面は樹幹に深くねじ込んだ折釘(Hook)である。これにダイヤルゲージ生長計を設置した時、ダイヤルゲージでの測定方向は樹幹表面に対し直角になるようにした。また生長計は折釘に水平面3点、垂直面3点で接触させて安定させた。ダイヤルゲージが接する樹皮面には鉄片を接着して樹皮の“ヘコミ”を防いだ。測定は試料採取に用いた前述の供試木4本の各北側胸高部で行ない、10日毎にその距離(Fig. 3のX)を100分の1mmまで求めた。

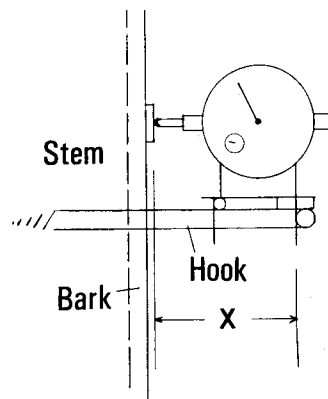


Fig. 3. Diagram of the dial gauge dendrometer set on the stem. As a tree grows, "X" (in figure) becomes short.

### III. 結果および考察

一般に樹幹の同一位置の肥大生長曲線は、なめらかな曲線になると考えられるが<sup>26)</sup>、本研究では定期的に採取した試料の樹幹中の位置がそれぞれ異なること、かつ供試木も異なることなどから各測定値にはある程度のバラツキが認められた。カラマツ樹幹の北側胸高部付近における平均的な木部形成経過を調べるため、各測定値に対し次のような操作をして細胞数についてまとめたのがFig. 4である。各時期の新生細胞総数(2次膜帯+1次膜帯+師部)を3点移動平均法で処理し、なめらかな曲線を描いた。また他の測定項目の細胞数については、各時期の新生細胞総数に対する割合を求め、その割合でFig. 4のなめらかな新生細胞総数曲線に対しプロットして描いた。このようにして描かれたFig. 4の縦軸は細胞数を、横軸は季節(月日)の経過を示す。なお縦軸の零点は前年度('66)の年輪最終部であり、総数曲線の上方は樹皮部である。

このFig. 4において、春材細胞の形成が終了した点以降の春材細胞の数は各時期とも大体同じなのが認められる。このことからこのような測定値の処理法によって描かれたFig. 4はカ

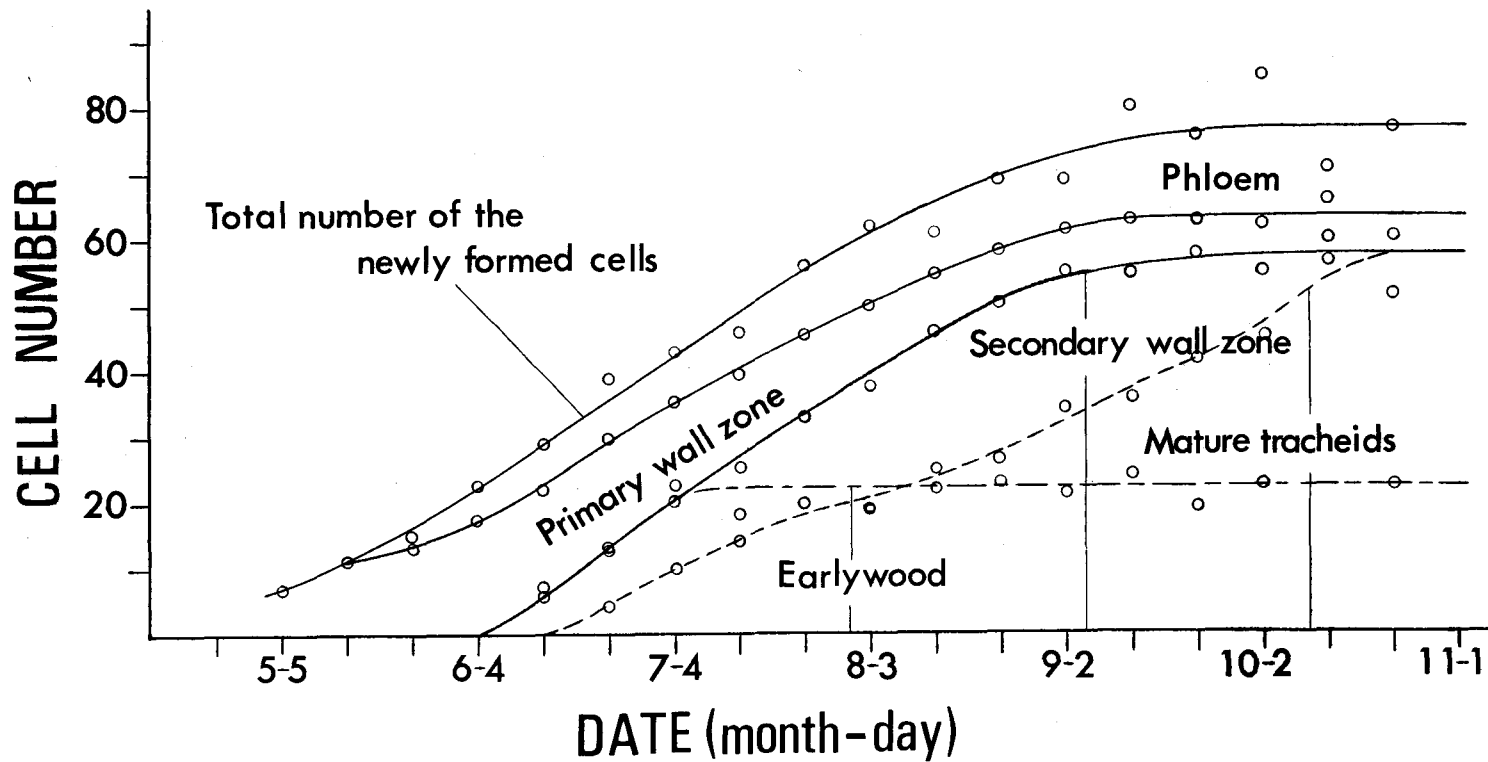


Fig. 4. Smoothed curves resulting from plotting of the cell number in the various tissue zones at the breast height of larch stem in Tomakomai, Hokkaido. Primary wall zone consists of cambium and enlarging tissue cells. Secondary wall zone consists of secondary wall thickening cells and mature tracheids.

ラマツ樹幹の同一位置の平均的な木部形成経過を示すと考えてよいであろう。さらに、このことは後述する生長計の測定結果からも確認された。これからの論議はすべて Fig. 4 に基づいたものであるが、それは巨大な樹幹の極く一部についての木部形成経過であることを忘れてはならないであろう。

### 1. 形成層細胞の分裂開始時期

形成層細胞の分裂開始に先立って樹木全体の形成層細胞の原形質は gel 状から sol 状となり、その後分裂が始まる<sup>16)</sup>。この細胞が分裂したのを示す指標となるのは隔膜形成体である<sup>27)</sup>。

この隔膜形成体が初めて切片上に出現したのは5月15日であった (Photo 3)。すなわち5月15日の切片で初めて細胞分裂が始ったことが認められた。しかし隔膜形成体は有糸核分裂の終り頃に形成され、またそれは母細胞中に長期にわたり存在するので<sup>27)</sup>、分裂の開始は15日よりも早いと考えるべきであろう。それで本研究では、隔膜形成体のまったくみられなかった5月5日と、15日との中間を分裂開始時期とみなし、一応5月10日頃と考えた。なお5月10日頃にはすでにカラマツの葉は開いていたので、形成層の活動は葉の開いた後に、少なくとも胸高部付近では、始まるのではないかと考えられた<sup>9)</sup>。

### 2. 1次膜帯

休止期 (5月10日以前) の1次膜帯 (Photo 2) は形成層細胞だけであるが、分裂の始まった後は他に2次膜の形成前の分化細胞も含まれるようになった (Photo 4, 5)。この1次膜帯中の細胞数は形成層活動の相対的な指標となるのではないかと考え、Fig. 4 から各時期の数を求め、その季節的变化を示したのが Fig. 5 の実線である。それによると、その数は6月上旬までは急激に増加しているが、それ以降は漸減してゆき、9月下旬頃には休止期と同じになった。この結果は島地 (1966)<sup>21)</sup> のスギについての形成層帯の季節的变化の傾向と非常によく類似

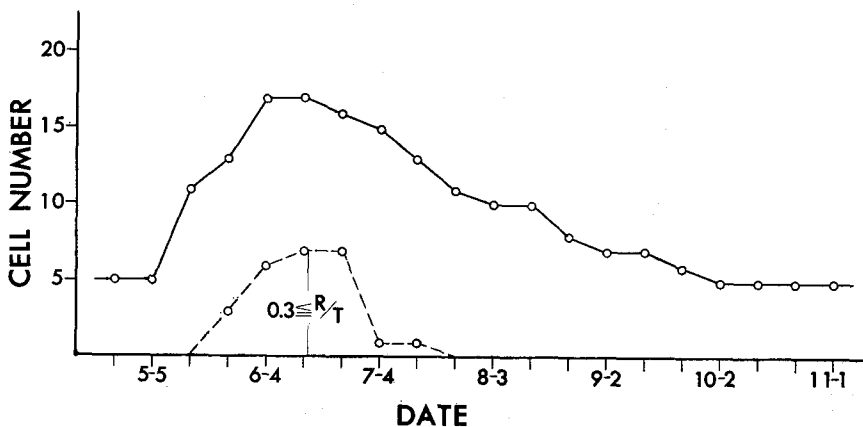


Fig. 5. Variation of the cell number in primary wall zone. The dotted line illustrates the number of cells which are enlarging over 0.3 R/T ratio. All except these enlarging cells in primary wall zone were defined as "cambial cell".

している。しかしピークの現われた時期、及びその細胞数はかなり違っていた。それは樹種、生育条件(産地)などの違いによるものと考えられた。

上述したようにこの1次膜帯中の細胞数を直ちに形成層細胞数とみなすことはできない。この1次膜帯中から形成層細胞のみをとりだし、その数の季節的な変化を正確に調べることができたならば、樹木の生長に関して重要な情報を与えるであろう。WHILSON (1964)<sup>27)</sup>は形成層細胞を識別する基準として、分裂している細胞を見つけること、半径方向への拡大が初めてみえる細胞を見つけること、を掲げている。しかし分裂能力を持つすべての細胞が常に分裂している訳でなく<sup>27)</sup>、また拡大が始まったばかりの場合にはそれを示す客観的な基準がなければその判断は可成り主観的になり、真の形成層細胞を研究することは非常に困難である。

本研究では、形成層細胞を識別する一つ的手段として、1次膜帯の細胞の寸度比 (R/T, Rは半径径, Tは接線径) に注目してみた。すなわち拡大の始まった細胞は形成層細胞に較べその寸度比が大きくなるのは明らかなので、形成層細胞としての寸度比を決定し、それに基づいて識別してみた。休止期の1次膜帯の細胞はすべて形成層細胞と考えられるので、その細胞の寸度比を求めてみたところすべて0.3以下であった。このことから1次膜帯中の細胞で寸度比が0.3以下のものをすべて形成層細胞と考えてみた。この0.3の点がFig. 5の点線でそれより下の部分が表面生長をしている分化細胞である。

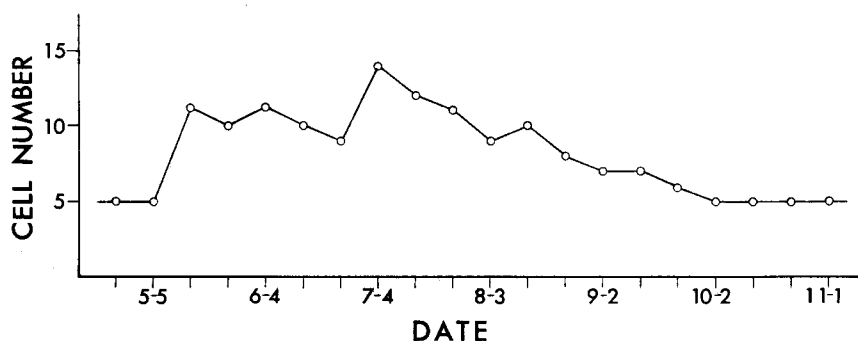


Fig. 6. Variation of the number of cells defined as "cambial cell".

このようにして形成層細胞を決定し、その各時期の細胞数を示したのがFig. 6である。それによると、形成層細胞数は分裂開始直後急激に増加し、その後しばらく同じ数を保つがやがて多少減少し、後再び増加してそれ以降は減少してゆく傾向が認められた。BANNAN (1960)<sup>3)</sup>は春期の急激な生長、その後の安定した生長、それに続く顕著な生長の低下について確認しているが、この生長経過とFig. 6の経過はよく対応しているようである。またKAUFMANN (1945)<sup>7)</sup>等は夏の初めに形成層活動の停帯、すなわち春材から夏材の形成へと移る間に一時的な休止期間、が生長サイクルの中にあると報告しているが、Fig. 6にはそれに対応する点が6月中旬頃にみられる。さらにこの時期は後述する春材細胞形成の終了時期ともほぼ一致している。これらのことから1次膜帯中の細胞をその寸度比に基づいて形成層細胞と分化細胞とに識別するこの

方法はかなり信頼のおけるものであり、また識別手段としても十分客観性をもつものではないかと考えられた。

以上のように寸度比から形成層細胞を識別できそうであるが、形成層自体いまだ不明瞭な点が多い。一般的に形成層細胞と未分化の細胞をあわせて形成層帯として扱っているが<sup>5)</sup>、この両者の機能が全く別のものである以上、分けて扱うのが本来の姿であると考えられる。また形成層細胞を一応、木部母細胞、師部母細胞、この両母細胞の間にある始原細胞とに分けて考えて来たが、これらは各々区別できるものなのか、それともこの様に分けるのは単に観念的なものなのか、分裂能力のある細胞群を一律に形成層または形成層帯として扱うべきなのか、など種々論議されている<sup>3), 14), 28)</sup>。したがって今後形成層についてのより詳細な研究が必要であろう。

### 3. 2次膜帯

横断面切片において2次膜 ( $S_1$  層) の形成が始まった細胞が直交ニール下でその内腔側の膜が光って見えるのは、 $S_1$  層のフィブリルが細胞軸に対しほぼ直角に配向しているために、 $S_1$  層のフィブリルが切片面に平行に配向することになるからである<sup>29)</sup>。新生細胞の一部が初めてこの段階に達したのは6月14日の切片においてだった。ただしこの時の  $S_1$  層の完成度およびその形成速度はわからないので、一応6月10日頃に2次膜の形成が始まった細膜が出現したと考えた (Photo 5)。その後の2次膜形成の始まった細胞の累積経過は Fig. 4 に示されているが、その経過をさらに詳しくみるために、各10日間に新たに2次膜の形成が始まった細胞数 (Fig. 4 の2次膜帯の曲線の10日間の増加数) を求め、Fig. 7 に示す。それによると、6月上旬から7月下旬までの各10日間は7個ずつの割合で増加しているが、その後しだいに減少してゆき、10月上旬で終了している。

このような傾向は Fig. 5 の1次膜帯の細胞数の傾向よりはむしろ Fig. 6 の形成層細胞数の変化経過に近いといえる。しかし Fig. 6 の経過と類似してはいるが、両者の経過には明らかに

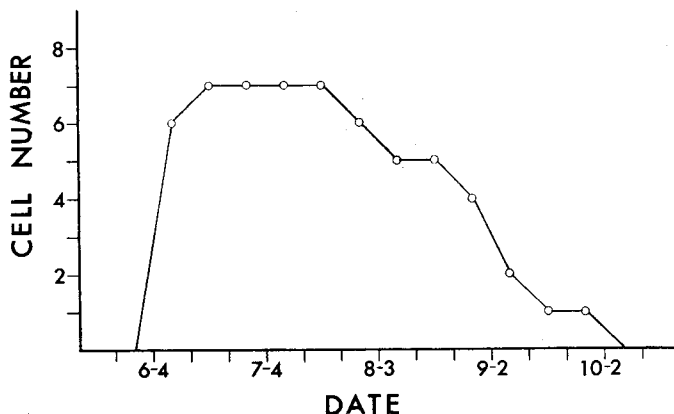


Fig. 7. The number of the newly differentiated cells into secondary wall zone for every 10 days.

時間的なずれがある。このことから新生された細胞が2次膜を形成する段階にまで分化してゆく時間はほぼ一定であり、季節的な影響をあまり受けないのではないかと考えられる。さらにこの間に分化する細胞は春材から夏材へと移行(径の大きな細胞から小さな細胞へと移行)していることを考えあわせると非常に興味のある現象であるが、本研究ではこの点に関して詳細な研究はしなかった。なお観察手段が光学顕微鏡であったため、個々の細胞の2次膜形成については特別な知見は得られなかった。この点に関しては電子顕微鏡による研究の一層の進展が望まれる。

#### 4. 春材細胞形成の終了

新生される細胞が春材から夏材へと移行するにつれ、その寸度比(R/T)は小さくなってゆく。この寸度比(R/T)が1.0の点をもって春材細胞の形成は終了したと考え、この点が出現するまでの細胞数を求めた。それがFig.4の春材として示されている直線である。この終了点が切片上に現われたのは7月4日以降である。その後2次膜帯中に分化して来た新生細胞は夏材細胞としての形態を持つようになった。

なお1次膜帯中の細胞をその寸度比から形成層細胞と分化細胞(Fig.5の点線の下の部分)とを分けたが、この分化細胞が1次膜帯中にみられなくなった時と春材形成終了点の出現時は全く一致している。この経過を明らかに示すためにFig.4の一部を拡大し、寸度比0.3の点をプロットしてみた。それはFig.8のとおりである。プロットした点から2次膜帯の累積曲線までの間が分化細胞であり、径の拡大が生じている細胞である。春材細胞形成の終了点の出現

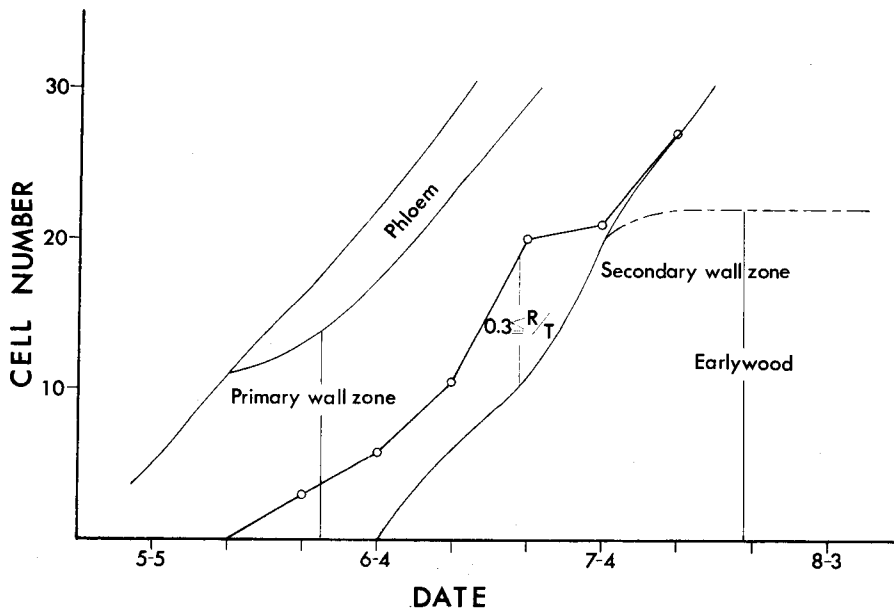


Fig. 8. Disappearance of the enlarging cells over 0.3 R/T ratio in primary wall zone and cessation of the earlywood formation. Note Figs. 4, 5.

と分化細胞の消失とは驚くほど一致しているのが認められる。春材細胞形成の終了, すなわち夏材細胞形成の原因を研究した多数の報告はあるが<sup>10),11),18),30)</sup>, ここではその原因を追求するための実験は特にしなかった。

### 5. 新生細胞の成熟

2次膜帯中の新生細胞の一部にある時期以降, その内腔中に原形質のみられないものが出現した。このような細胞を直交ニール下で観察すると, S<sub>2</sub>層およびS<sub>3</sub>層が存在するのが認められた。一方, 原形質を持っている細胞にはS<sub>2</sub>層の存在する場合もあったが, S<sub>3</sub>層は認められなかった (Photo 7)。前述したように, この原形質の消失をもって新生細胞の成熟と考えるのは, このS<sub>3</sub>層の完成度および木化の進み方の点から多少疑問は残る。しかし一応膜構造の完成という点から原形質が消失した細胞を成熟細胞とした。

なお, このための観察は細胞中央部付近の断面に原形質がなくなった時に基づいているため, 各新生細胞の成熟経過 (各細胞中での原形質の消失経過) とは若干異なる経過を示すことになったであろう。このような成熟細胞が切片上に初めて現われたのは6月24日であった。それ以降の成熟細胞の累積経過は Fig. 4 に示したとおりである。これをさらに詳細に検討するため, 各10日間に新たに成熟した細胞数 (Fig. 4の各10日間の増加数) の季節的経過を求めた。それが Fig. 9 である。Fig. 9によると, 2次膜帯の形成が始まる6月上旬から6月下旬までは急激に増加しているが, それを境として (第1の分岐点) それ以降は減少してゆき8月上旬を境として (第2の分岐点) 以降再び増加している。このように6月下旬に第1の分岐点が出現したが, これは Fig. 8 に示された春材細胞形成の終了と一致している。また8月上旬の第2の分岐点は Fig. 6 の形成層細胞数が減少に向う点と一致している。この始めの一致点は, それ以降膜の厚い夏材細胞が形成されるので, 膜形成のための時間が長くなり, 原形質が細胞中に長い

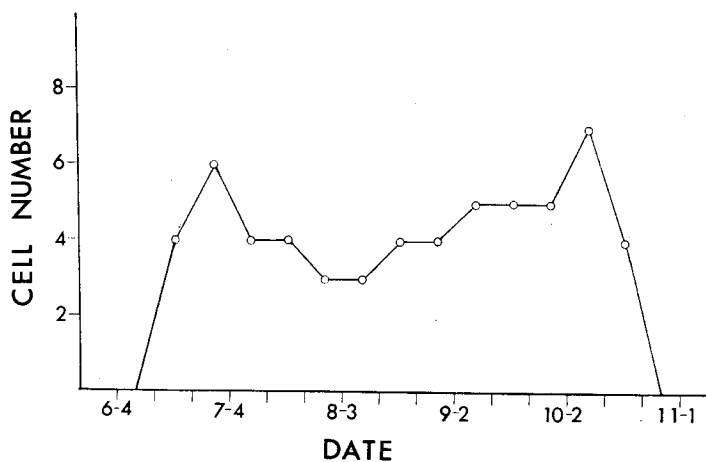


Fig. 9. The number of the newly differentiated cells into mature tracheids for every 10 days. Cell differentiated to lose protoplasm in the lumen was defined as "mature tracheid".

間存在しなければならないからではないかと考えられる。もしこの論が成り立つとするなら、原形質による膜形成は常に同じ速度でなければならない。

また第2の一致点はそれ以降、形成層細胞数の漸減がみられることから、細胞の新生数も減少すると考えられ、それまで分裂のためにその大部分が消費されていたエネルギーに余裕が生じ、その結果膜形成速度が速められるからではないかと思われる。だとすると膜形成の速度は変化しようと考えねばならない。しかしこのことは上述した論議に反することになる。また本研究で測定した成熟細胞は真の意味で成熟したとは考えられないので、上述の論議を一般化することは適当ではないかもしれない。以上の点を確認するためにも今後、細胞の成熟という点について広範囲な研究がなされねばならないであろう。

## 6. 細胞分裂回数

形成層活動の季節的変化を最も端的に表わすのは形成層細胞の分裂頻度（分裂回数）である。前述した1次膜帯の項で、その細胞数の変化から形成層活動について若干の検討を加えたが、ここではその経過をより詳細に論議する。Fig. 4の新生細胞総数曲線は新生された細胞の累積経過であり、それは細胞分裂回数の累積経過でもある。このことから曲線の各10日間の増加数はその期間中の分裂回数を示す。各10日間の分裂回数の季節的経過はFig. 10に示されるとおりである。Fig. 10によると、分裂回数は分裂開始後直ちに増加し、6月上旬から7月上旬まで高い頻度を示しているが、その後漸減して10月上旬に分裂は終了している (Photo 6)。この傾向はFig. 6の形成層細胞数の傾向とはほぼ同じであると考えてよいであろう。しかしFig. 5の1次膜帯中の細胞数とよく対応しているとは言えないであろう。

6月上旬から7月上旬までの分裂の最盛期には各10日間に大体7回細胞分裂が行なわれた。この7回の分裂が順次に生じたとすると、この期間中の1日あたり0.7回分裂が行なわれ、0.7個の細胞が新生した。さらにFig. 6からこの最盛期の形成層細胞は常に大体10個存在して

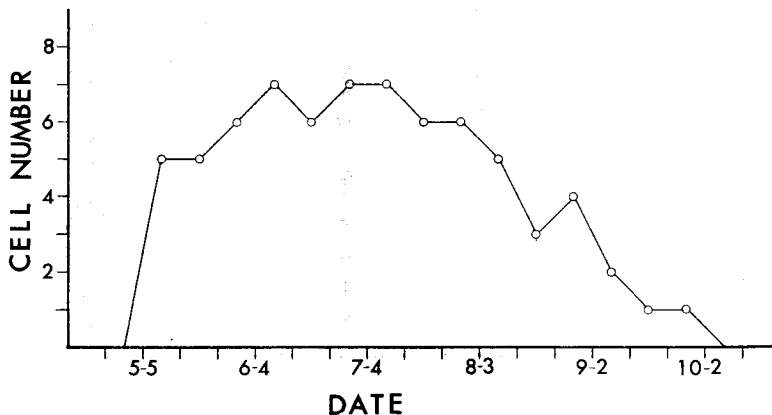


Fig. 10. Seasonal variation of the frequency of the cell divisions. The frequency was calculated from number of the cells which were formed for every 10 days.

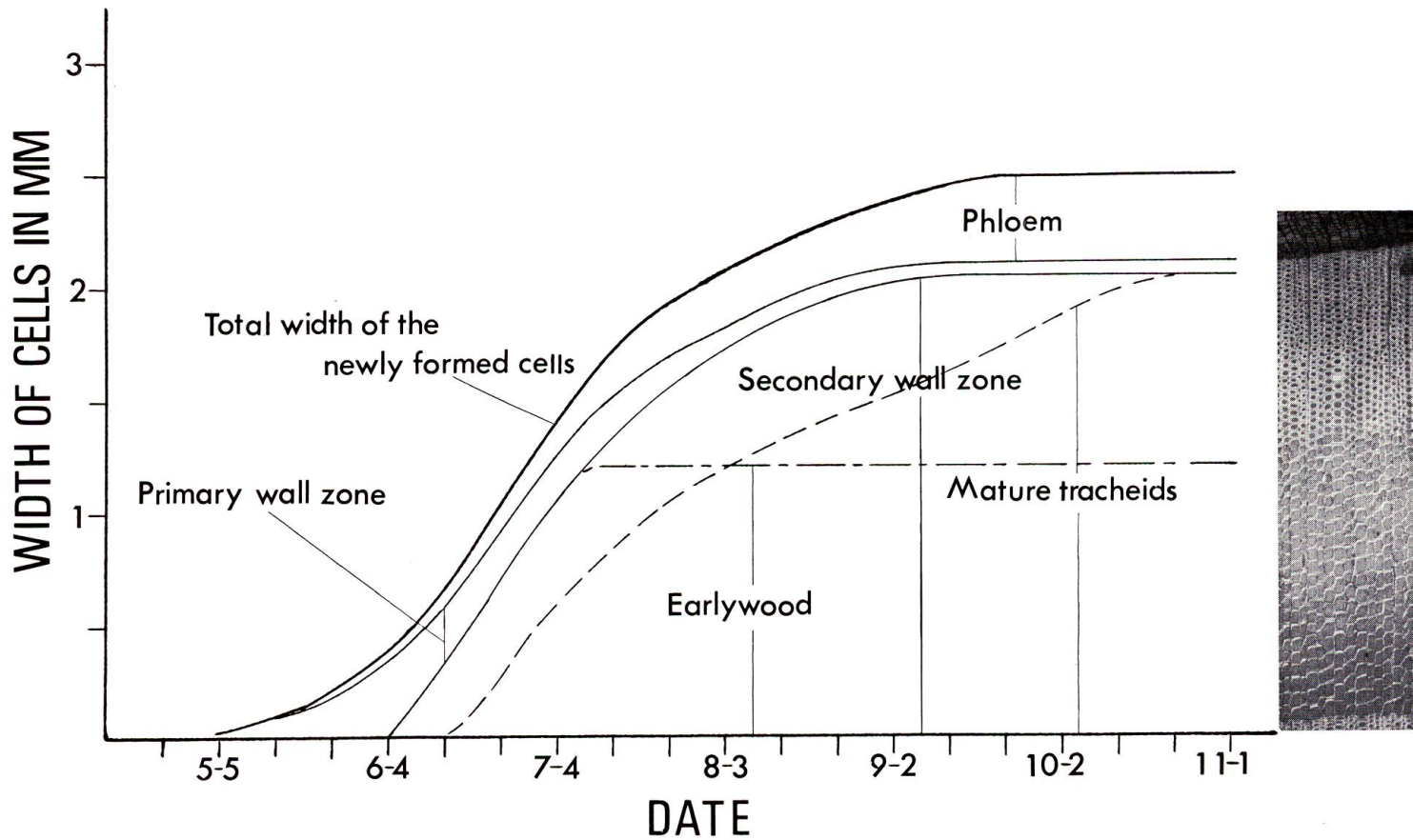


Fig. 11. Smoothed curves resulting from plotting of the radial width of cells in the various tissue zones at the breast height of larch stem. Note Fig. 4.

いたことがわかる。これらの値から計算してみると、カラマツの形成層細胞はこの期間中その7% ( $\frac{0.7}{10} \times 100$ ) が分裂中であつたといえる。なおこの結果は WHILSOR (1964)<sup>27)</sup> が形成層細胞の10% が分裂中であると報告したこととも大体一致している。

### 7. 新生細胞の数とその幅

以上前項までは新生細胞の数について検討してきたが、ここではその幅 (半径方向の長さ) について考察する。しかし幅の測定には数の場合に較べその信頼性は低いと考えねばならない。これは形成層細胞および分化中の細胞の膜の性質が不安定な寸度を示すことに由来する。試料の打ち抜きの際、樹皮部に生じていた張力が解放され、樹皮部は試料の中央部に向い収縮した。特にそれは樹幹の周囲方向に著しかった。この収縮により柔らかい形成層付近の細胞列が曲る場合もあろうと考えられる。そのため試料の中央部 (収縮量は少いと考えられる) から切片をつくるようにした。

このような切片につき、細胞数の場合と同様な測定と処理をして、幅の季節的経過についてまとめたのが Fig. 11 である。それは各測定項目についての幅の累積経過を示すが、その経過は細胞数の場合 (Fig. 4) とよく類似している。

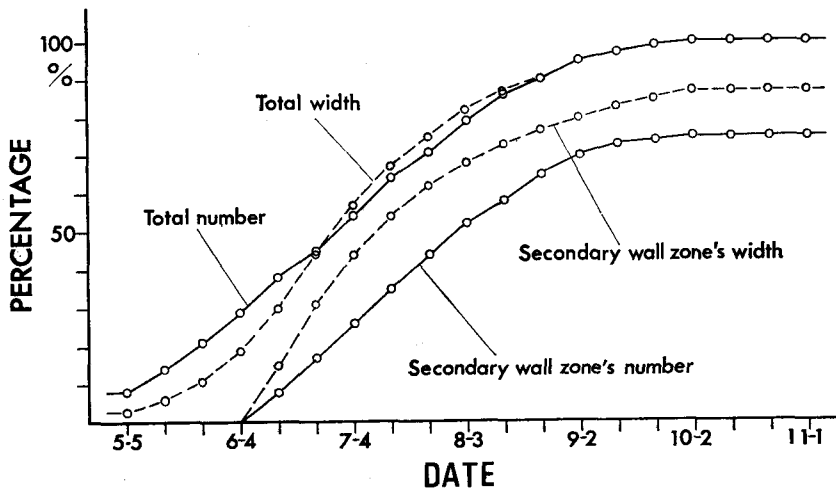


Fig. 12. Comparison of the number and the radial width of the newly formed cells in percentages.

幅についてさらに詳細に考察するために、数についての比較を行なった。それは Fig. 12 のとおりであり、11月1日の新生細胞総幅と新生細胞総数に対する各時期の総数と総幅および2次膜帯中の細胞数とその幅の割合が示されている。なお実線が細胞数、点線が幅の割合を示す。それによると、6月中旬までは総幅の方が総数より低い割合である。これはこの時期に新生された細胞の数に較べ、その幅は分裂直後の扁平な細胞が多くあることによって低いのであろう。これ以降は総幅の方が高い割合であるが、その差はあまり大きくはない。高くなったのは径の大きな春材細胞の分化が進んだためであらう。また差に大きな開きがないのは7月上

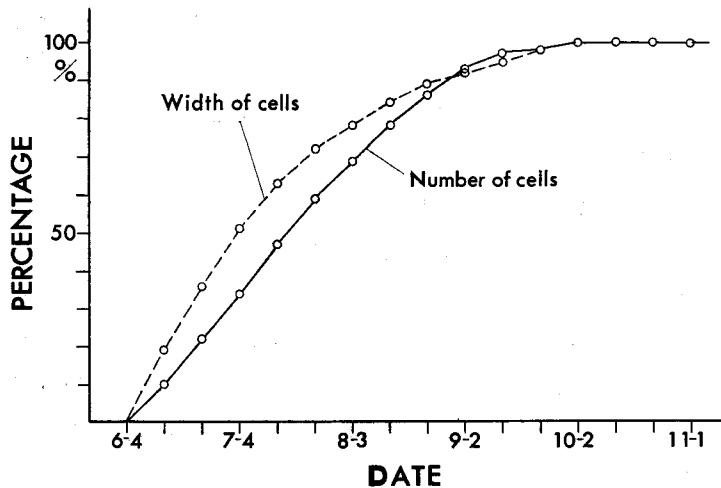


Fig. 13. Comparison of the number and the radial width in secondary wall zone. From these curves, relative value of the growth ring formation on each time can be obtained.

旬以降に新生，分化した細胞が径の小さい夏材細胞となったためであろう (Fig. 4, 8)。2次膜帯についての幅の方が終始高い割合であった。これは2次膜帯中の細胞はすでに径の拡大が終了したものばかりであるから，春材細胞の数とその幅との関係がそのまま継続してあらわれたためであろう。

また年輪の形成という観点からその寸度が安定している2次膜帯の幅について11月1日に対する各時期の割合を求めてみた。それはFig. 13のとおりである。年輪幅は，BANNAN (1955)<sup>2)</sup>によると *Thuja* では6月末までに70~80%，7月末までに90%，また GÄUMAN (1928)<sup>4)</sup>によると *Picea* では7月中旬までに95%，*Abies* では86%が形成されたと報告されている。本研究結果によれば，カラマツは6月末までに50%，7月中旬までに70%，7月末までに80%が形成された。

この違いは樹種，生育条件が異なることによると思われるが，その他に各時期の形成されつつある年輪幅の定義の不一致（本研究では2次膜帯の幅）にもその一因があるのではないかと思われた。

## 8. 直径生長

これまではカラマツ樹幹の内部の肥大生長，つまり木部形成，についてかなり詳細に検討して来た。その結果に基づいて，ここでは樹幹の外部の肥大生長，つまり直径生長，と木部形成との季節的経過を若干比較，検討する。ダイヤルゲージ生長計によって樹幹北側胸高部の直径生長を測定したが，その結果はFig. 14のとおりである。なお実線は新生細胞総幅で，点線が直径生長を示す。

両経過を比較してみると，その大略はほぼ類似しているのが認められる。特に生長開始後しばらくの間と生長終了時は非常によく一致している。しかし7月上旬頃から9月下旬の間に

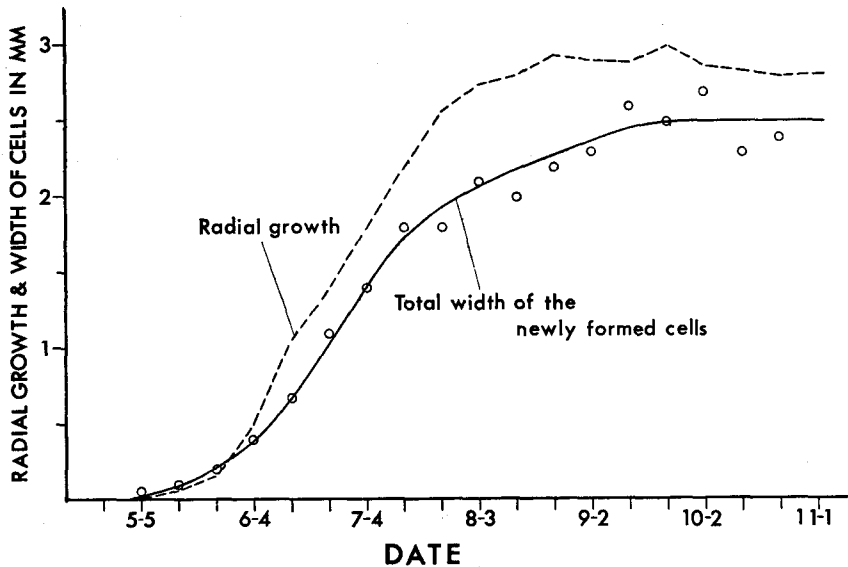


Fig. 14. Comparison of the radial growth measured by the dial gauge dendrometer and the total radial width of the newly formed cells obtained from measurement under the microscope.

はかなりの違いがみられ、直径生長は実際の生長経過よりも早くに終了したかのように見える。この違いは生長量以外の量が測定されたためであろう。その一つとして、樹皮部の水分による影響(膨潤)が考えられる。事実降雨直後樹幹径は増加し、最大0.1 mmにも達したことが認められた。結局、夏期(7, 8, 9月)の値については問題が残るが、大体は実際の木部形成量に近い値を示したと考えてよいであろう。さらに、生長計による測定は樹幹の同一位置の直径生長経過を示すので、その経過と木部形成経過がほぼ類似していることを考えると、Fig. 4, 11に示した経過は同一位置の経過を示していると確信された。この4本の供試木の測定と同時に多数のカラマツについて、種々の測定(方位の影響、樹幹の位置の影響)を行ったが、それらについては別の機会に報告したいと考えている。

#### IV. 結 論

カラマツ樹幹の木部形成の季節的経過を調べようとして本研究を進めたが、Fig. 4に示されているように、その目的は十分に達成された。また、この種の研究で最も重要なのは、いかにしてデータを得、また或る程度のバラツキを避けられないデータの中からいかにして平均的(代表的)な情報を得ることができるかということであろう。本研究では以上の点につき一応満足のいく成果を納めることができた。

木部形成について研究する際、形成層を除外して進めることはできない。しかしこの重要な形成層ははまだ明確に、納得いくようには定義されておらず、種々論議されている。本研究では形成層細胞を従来いわれているように木部母細胞、師部母細胞、それらの間の始原細胞と

に識別しようと試みたが不可能であった。新生細胞をその細胞の複屈折性の違いから1次膜帯、2次膜帯、師部に大別して扱ったが、この1次膜帯中において形成層細胞と分化段階に入った新生木部細胞とを識別しようとした。すなわち、1次膜帯中の細胞の寸度比を求め、それに基づいて識別したが、この方法は切片作製法などに問題が残るとしても可成り客観的な基準となるのではないかと考えられる。

また、新生細胞が誕生してから2次膜の形成が始まるまでの時間は季節の影響を受けずほぼ一定であると言って良いかもしれないが、このことに関連しても形成層自体についての研究がさらに必要であろう。

膜構造からみて、成熟したとみなした細胞の数の増加傾向には非常に興味ある現象がみられ、それについても若干の考察を加えてみたが、結論を得るには至らなかった。この現象を説明するにはさらに生化学、細胞学などの分野での研究も必要となるであろうと考えられる。

年輪構造の研究においては材質問題とも関連して夏材の方に重点がおかれ、しばしば夏材の形成ということが語られている。しかしここでは夏材細胞の形成ということにあまりこだわらず、むしろ旺盛な生長を結果する春材細胞の形成がいつまで継続するのかというように考えて研究を進めた。

さらに、木部についての生長論的な観点(細胞の蓄積)から、その形成量の季節的な経過を調べようとした。しかし、新生木部細胞のどこまでを、すなわちどの分化段階までを形成されつつある年輪として計量(細胞数、幅)するかという基準が一般化されているとは言えず、他の研究結果との相互比較のためにもこの基準の設計が重要である。本研究では2次膜の形成をその基準とし、それ以後の細胞群(2次膜帯)を計量したが、この2次膜帯中の細胞は寸度が安定し、その識別も容易なので適当な基準となり得るものと考えられる。

最近では、生長計はあまり利用されていないようであるが、本研究のように非常に簡単なものでも可成り信頼性の高い測定値を示すことが確認された。林業関係者の間でもっと盛んに使用されても良いのではないかと考えられた。

## V. 摘 要

本報では北海道大学苫小牧地方演習林内のカラマツ (*Larix leptolepis* GORDON) 樹幹の季節的な木部形成経過について報告した。供試木は4本で、その平均樹高は約17 m、胸高直径は約31 cm、1962年から1966年までの平均年輪幅は2.5 mmであった。

1967年4月から11月までの間、10日毎に胸高部付近(北側)から樹皮付きの小ブロックを打ち抜き、試料とした。試料は採取後直ちにFAA (Formalin Aceticacid Alcohol) で固定され、セロイジンで包埋され、横断面切片で検鏡された。

切片上で、前年度夏材最終部と前年度師部最終部との間、すなわち形成層を含む新生木部および師部、の5細胞列について観察、測定がなされた (Fig. 1)。これらの細胞列は幅の狭い

細胞の先端部を避けるために、その接線径のなるだけ大きいものが選ばれた。なおこの細胞列は以下に述べるように3つの部分に分けられた。

偏光顕微鏡の直交ニコル下で、1次膜だけの細胞は2次膜形成の開始した細胞に較べ、複屈折性が低いので容易に区別される。2次膜形成の開始された細胞はその膜(S<sub>1</sub>層)が光ってみえ、このような新生木部細胞からなっている部分を“2次膜帯”とした。形成層を含み、2次膜形成前の分化細胞(表面生長段階)からなっている部分は暗く、これを“1次膜帯”とした。また1次膜帯の外周部で光っている新生師部細胞を“師部”とした。なおこれら1次膜帯、2次膜帯、師部にそれぞれ含まれている細胞の数を合計したものを“新生細胞総数”とした(Fig. 4)。一方、樹幹の肥大生長はREINKE (1932)<sup>17)</sup>のPrecision Dendrometerを参考にして製作した生長計で測定された(Fig. 3, Photo 1)。

得られた結果は次の通りである。

1. 形成層細胞の分裂開始は5月10日頃であった。これは形成層細胞中に隔膜形成体の出現した時によった(Photo 3)。
2. 各時期の1次膜帯中の細胞数が測定されたが、それは6月初めまでは増加を続け、その後9月末頃まで漸減していった(Fig. 5)。1次膜帯中の細胞を形成層細胞と分化段階(表面生長以降)に入った細胞とを識別しようとして、横断面切片上で寸度比を求めた。本報ではR/T比0.3以下のものを形成層細胞とみなした(Fig. 6)。
3. 各10日間に新たに2次膜(S<sub>1</sub>層)を形成し始めた新生木部細胞数の季節的経過が測定された(Fig. 7)。その経過と形成層細胞数の季節的経過(Fig. 6)との間には位相のずれが認められた。以上の点から、新生細胞が誕生して2次膜が形成され始めるまでの期間は一定でないかと考えられた。
4. 典型的な春材細胞はR/T比1.0以上の寸度比を持つ細胞と定めたが(Fig. 2)、その形成は7月上旬までであった(Fig. 4)。それと同時に1次膜帯中にR/T比0.3以上の細胞は見られなくなった(Fig. 8)。
5. 2次膜帯中の新生木部細胞のうちで、その内腔中に原形質体がみられなくなった細胞を成熟細胞(成熟仮道管)とみなした(Photo 7)。このような細胞が増加してゆく経過(Fig. 9)は細胞分裂頻度(Fig. 6)や細胞膜形成などに関連させて論議された。
6. 細胞分裂頻度は6月上旬から7月上旬までの間が最も高かった(Fig. 10)。この時期の形成層細胞は約10個あり、1日当りの分裂頻度は0.7であった(Fig. 6)。
7. 新生細胞についてその総数と総幅とが比較された(Fig. 11)。年輪形成の季節的経過を調べるために、各時期の2次膜帯の幅を測定し、最終幅(11月1日)に対する割合を求め論議された(Fig. 12)。
8. 生長計による樹幹の肥大経過を切片から得たものと比較すると、春期と秋期には非常によく一致したが、その途中で若干の距りの存在がみられた(Fig. 14)。以上から本報で用いた

生長計の信頼性が或る程度確認された。

## 文 献

- 1) AMOSE, G. L., I. J. W. BISSET and H. E. DADSWELL: 1950. Wood structure in relation to growth in *Eucalyptus gigantea* Hook. f. *Australian J. Sic. Res.* 3: 394-415.
- 2) BANNAN, M. W.: 1955. The vascular cambium and radial growth in *Thuja occidentalis* L. *Can. J. Bot.* 33, No. 1: 113-138.
- 3) —————: 1960. The vascular cambium and tree-ring development. In *Tree Growth*, T. T. KOZLOWSKI, ed., Ronald Press, N.Y.
- 4) GÄUMANN, E.: 1928. Die chemische Zusammensetzung des Fichten- und Tannenholzes in den verschiedenen Jahreszeiten. *Flora.* 123: 344-385.
- 5) I. A. W. A.: 1964. International glossary of terms used in wood anatomy. *J. Japan W. Res. Soc.* 10, No. 4: 1-20.
- 6) 加納 孟: 1956. 木材材質の森林生物学的研究 (第9報), 北海道厚田産トドマツ材の年輪の構造について. *林試報* 71: 15-26.
- 7) KAUFMAN, C. M.: 1945. Root growth of jack pine on several sites in the Cloquet Forest, Minnesota. *Ecol.* 26 No. 1: 10-23.
- 8) 木島正夫: 1966. 植物形態学の実験法. 広川書店.
- 9) KRAMER, P. J. and T. T. KOZLOWSKI: 1960. ed., *Physiology of Trees*. MacGraw-Hill Book Co.
- 10) KRAUS, J. F. and S. H. SPURR: 1961. Relation of soil moisture to the springwood-summerwood formation in southern Michigan red pine. *J. Forestry.* 59, No. 7: 510-511.
- 11) LARSON, P. R.: 1960. A physiological consideration of the springwood and summerwood transition in red pine. *Forest Sci.* 6, No. 2: 110-122.
- 12) MORK, E.: 1928. Die Qualität des Fichtenholzes unter besonderer Rücksichtnahme auf Schleif- und Papierholz. *Papier Fabr.* 26, No. 48: 741-747.
- 13) NAKASHIMA, H.: 1924. Über den Einfluss meteorologischer Faktoren auf den Baumzuwachs. (I) Über den Einfluss auf den Stammumfang eines Tannenbaumes. *Jour. of the College Agric., Hokkaido Imp. Univ., Sapporo.* 12: 69-264.
- 14) NEWMAN, I. V.: 1965. Pattern in meristems of vascular plants. (I) Cell partition in living apices and in the cambial zone in relation to the concepts of initial cells and apical cells. *Phytomorphology.* 6. No. 1-18.
- 15) PANSHIN, A. J., CARL DE ZEEUW and H. P. BROWN: 1964. *Textbook of wood technology.* 2nd. ed., Vol. 1, MacGraw-Hill Co.
- 16) PRIESTLEY, J. H.: 1930. Studies in the physiology of cambial activity. (II) The seasonal activity of the cambium. *New Phytologist.* 29, No. 5: 316-354.
- 17) REINKE, L. H.: 1932. A precision dendrometer. *J. Forestry.* 3, No. 6: 692-699.
- 18) RICHARDSON, S. D.: 1964. The external environment and tracheid size in conifers. In *The Formation of Wood in Forest Trees*, M. Zimmermann, ed., Academic Press, N.Y.
- 19) 佐伯 浩: 1963. 針葉樹材の年輪構造に関する研究 (III). *木材学会誌*, 9, No. 5: 237-243.
- 20) SASS, J. E.: 1958. *Botanical Microtechnique.* 3rd. ed., Iowa State College Press, Ames.
- 21) 島地 謙: 1966. 形成層活動の季節的变化と年輪構成の変化. *日本木材学会研究発表要旨*, (第16回).
- 22) TSOUMIS, G.: 1968. *Wood as Raw Material.* Pergamon Press.
- 23) WARDROP, A. B.: 1957. The phase of lignification in differentiation of wood fiber. *Tappi.* 40, No. 4: 225-243.
- 24) —————: 1964. The structure and formation of the cell wall in xylem. In *The Formation of Wood in Forest Trees*, M. Zimmermann, ed., Academic Press, N.Y.
- 25) ————— and H. HARADA.: 1965. The formation and structure of the cell wall in fibers and tracheids. *J. Exp. Bot.* 16, No. 44: 356-371.

- 26) WHITMORE, F. W. and R. ZAHNER: 1966. Development of the xylem rings in stems of young red pine trees. *Forest Sci.* 12, No. 2: 198-210.
- 27) WHILSON, B. F.: 1964. A model for cell production by the cambium of conifers. In *The Formation of Wood in Forest Trees*, M. Zimmermann, ed., Academic Press. N. Y.
- 28) —————, T. J. WODZICKI and R. ZAHNER: 1966. Differentiation of cambial derivatives: *For. Sci.* 12, No. 4: 438-440.
- 29) 山林 運: 1963. 木材組織学. 森北出版株式会社.
- 30) ZAHNER, R.: 1963. Internal moisture stress and wood formation in conifers. *F. P. J.* 13, No. 6: 240-247.

### Summary

In this paper, the seasonal development of the xylem ring (at breast height) of larch (*Larix leptolepis* GORDON) stem grown at the Tomakomai College Experiment Forest, Hokkaido University, was described.

The average height of the four trees selected for the experiment was 17 m, the average diameter at breast height was 31 cm and the average value of the average ring width of each tree from 1962 to 1966 was 2.5 mm.

From the north side at breast height of each sample tree stem, a small block with some annual rings and bark was punched out with a chisle at 10 day intervals from April to November in 1967. The block was fixed immediately in formalin-aceticacid-alcohol (FAA) and embedded in celloidin. Sectioning was done chiefly in the transverse plane on a sliding microtome, and the sections were mounted on slides for microscopy.

In the transverse section, five radial rows of cells between the last summerwood and the last phloem were selected for measurement and observation. Only those rows were selected in which all cells were maximum in tangential diameter, in order to avoid the narrow places near the tips of cells. These rows were separated into three zones defined below.

Cells in which only the primary wall was present were readily distinguishable from those in which secondary wall formation had initiated by their low level of birefringence when examined between cross nicol prisms in a polarizing microscope (Fig. 1).

The secondary wall zone (appeared as a bright zone between cross nicol prisms) contained newly formed xylem cells forming at least the  $S_1$  layer. The primary wall zone (appeared as a dark zone) included cambial cells, xylem cells and phloem cells which began to enlarge before initiating secondary wall formation. The phloem (bright zone beyond the primary wall zone) contained newly formed phloem cells.

Therefore, the total number of newly formed cells is the sum of the cells in the primary wall zone, secondary wall zone and phloem in the given radial row of the current year's ring (Fig. 4).

On the other hand, seasonal diameter growth of the tree stems at breast height was measured with the dial gauge dendrometer, a modification of Reinke's Precision Dendrometer (1932) (Fig. 3, Photo 1).

The results obtained are as follows:

1. The redivision of the cambial cells initiated on about the 10th of May. This time was determined by the first occurrence of the phragmoplast in the cambial cells in early

spring (Photo 3).

2. The number of the primary wall zone cells was counted and it tended to increase in early June and then decrease by late September (Fig. 5). A method of discriminations between cambial cells and differentiating cells in the primary wall zone was formulated. In this paper, cambial cells are defined as cells in the primary wall zone which are less than 0.3 in R/T ratio (R: radial diameter of cells, T: tangential diameter of cells) (Fig. 6).

3. When comparing the seasonal tendency of the number of differentiating cells which began to form secondary wall in a 10 day period (Fig. 7) and the number of cambial cells in the corresponding period (Fig. 6) a delay in the phase of these curves was observed. Thus the duration of differentiation from cell division to initiation of secondary wall formation is thought to be constant.

4. In the secondary wall zone, earlywood cells (defined as more than 1.0 in R/T ratio) were no longer formed in early July (Figs. 2, 4). At the same time enlarging cells (more than 0.3 in R/T ratio in the primary wall zone) disappeared (Fig. 8).

5. The cell which had no protoplast in the lumen was defined as a mature tracheid (Photo 7). The seasonal process of maturation of tracheids (Fig. 9) is concerned with the frequency of cell divisions (Fig. 6) and the duration of cell wall formation (Fig. 8).

6. Cambial cells divided most frequently from early June to early July (Fig. 10). The cambium always consisted of 10 cells and 0.7 cells of them were divided per day (Fig. 6).

7. The ring width (radial width) and the number of the newly formed cells were compared in percentage (Figs. 11, 12). The percentages of the ring width at each given date (width of the secondary wall zone) were calculated upon the total ring width on the 1st of November (Fig. 13).

8. The increase in stem diameter, which was measured with dial gauge dendrometer, ended earlier than xylem formation obtained by the section (Fig. 14). In spring and late summer (autumn), however, both measurements were very similar. Thus the readings with the dendrometer may correspond well to the xylem formation.

#### Explanation of photographs 1~7

- Photo 1.** The dialgauge dendrometer was set on the north side at the breast height of larch stem.
- Photo 2.** Cross section of the dormant cambial cells. April 25th. Embedded in celloidin.  $\times 300$ .
- Photo 3.** Initiation of the cell division. Phragmoplast (arrow) in the cambial cell can be seen. Cross section of May 15th.  $\times 600$ .
- Photo 4.** Cambial cells and enlarging cells in primary wall zone. Cross section showing the difficulty to distinguish the cambial cells from others and non-secondary formation by this time. June 4th.  $\times 300$ .
- Photo 5.** Primary wall zone and a portion of the secondary wall zone. Cross section of July 7th.  $\times 300$ .
- Photo 6.** Cessation of the cell division. Cross section showing the hardened radial wall of 3 or 4 cambial cells and the "gel state" of protoplasm. October 12th.  $\times 300$ .
- Photo 7.** Comparison of the mature tracheids and the differentiating cells by the difference of the birefringence of the secondary wall. Two photos (A,B) from the same area of a section showing that a differentiating cell with protoplasm (A) have no  $S_3$  layer (B) and a mature tracheid without protoplasm (A) have  $S_3$  layer (B).  $\times 600$ .



Photo 1.

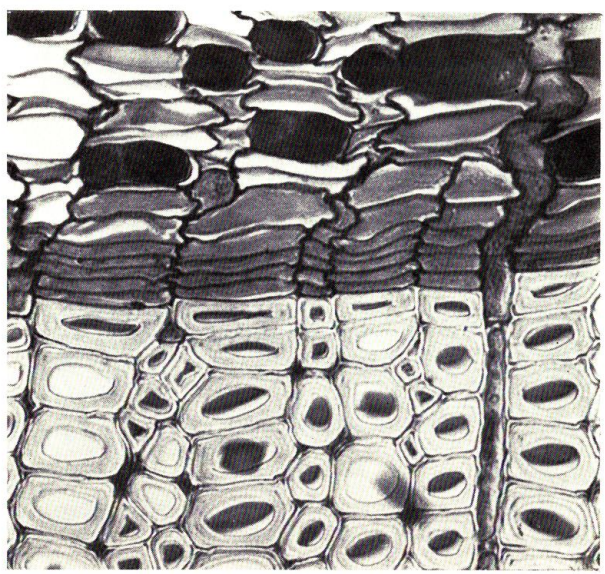


Photo 2.



Photo 3.

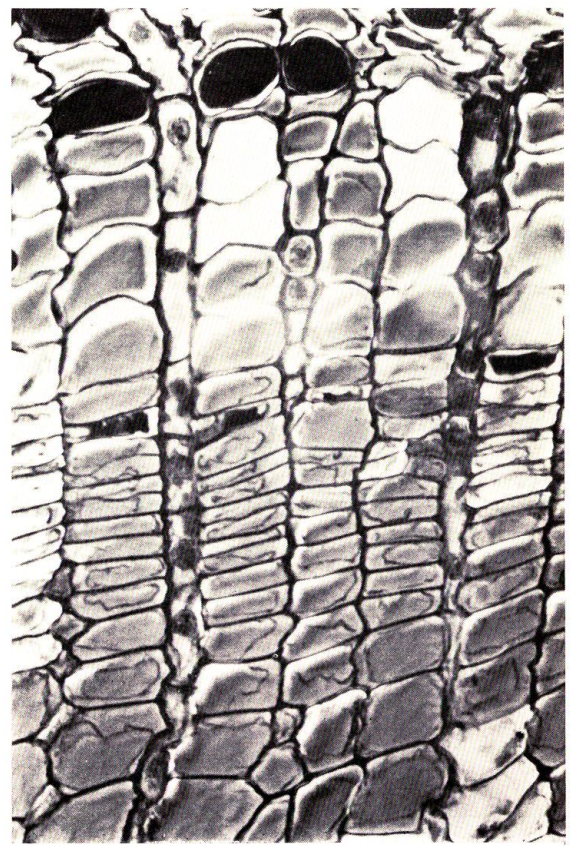


Photo 4.

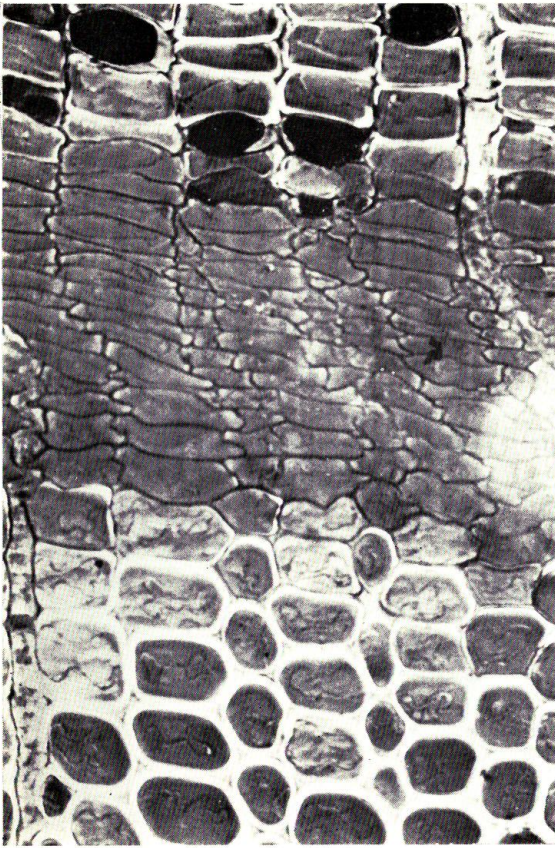


Photo 5.

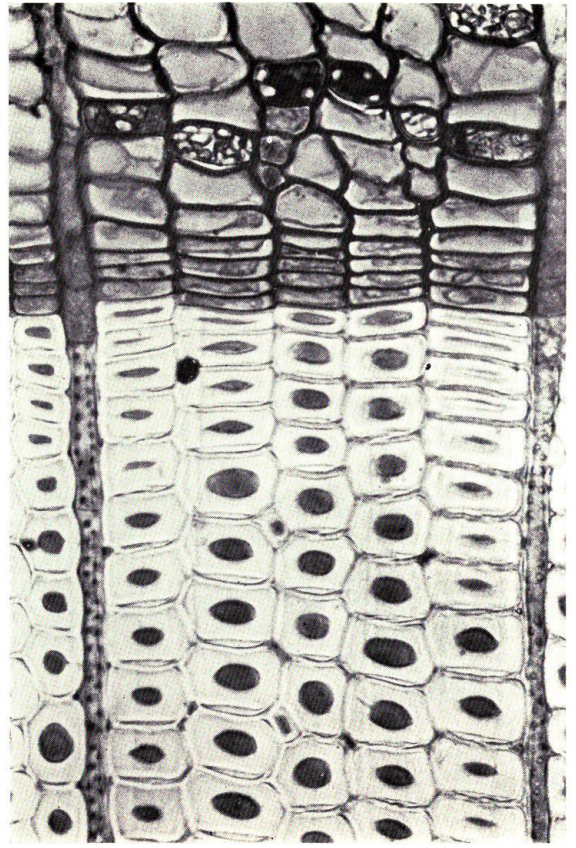
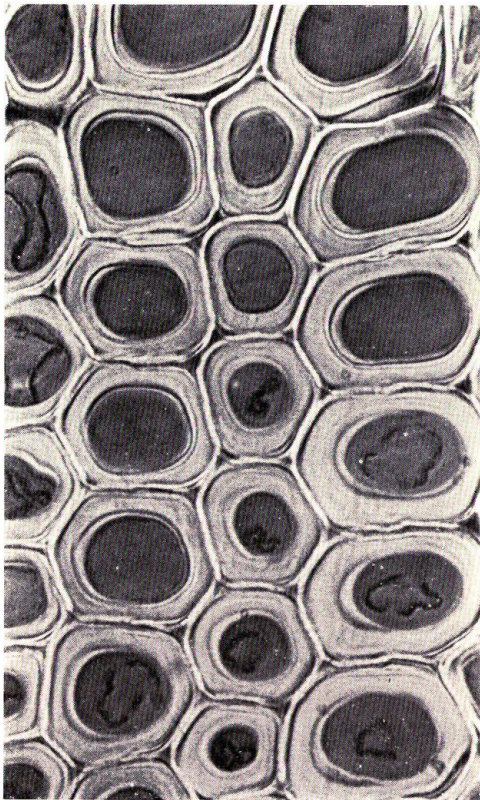
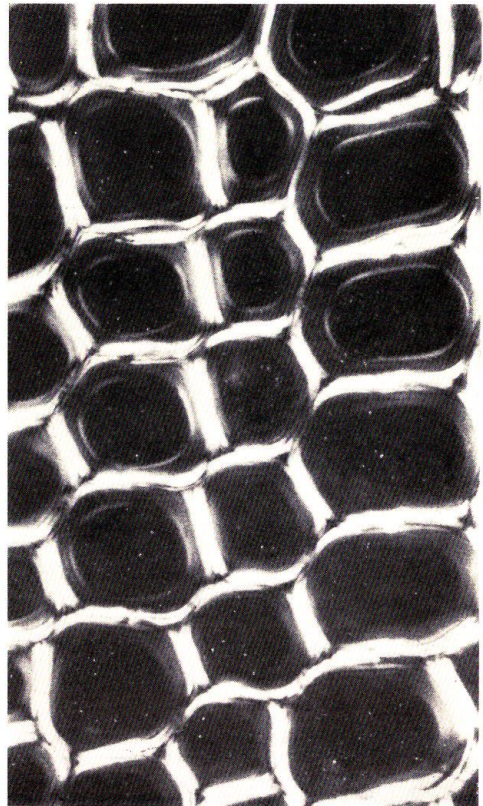


Photo 6.



(A)



(B)

Photo 7.