



Title	樹木の木部形成に関する研究：Ⅱ．ハリギリ ( <i>Kalopanax pictus</i> ) の春材道管の発達
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, 29(1), 55-72
Issue Date	1972-01
Doc URL	<a href="https://hdl.handle.net/2115/20898">https://hdl.handle.net/2115/20898</a>
Type	departmental bulletin paper
File Information	29(1)_P55-72.pdf



# 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\*

今川一志\*\* 石田茂雄\*\*\*

### Study on the Wood Formation in Trees Report II. Development of the Vessel in Earlywood of Hari-giri, *Kalopanax pictus*

By

Hitoshi IMAGAWA and Shigeo ISHIDA

#### 目 次

I. 序 言 .....	55
II. 研究方法 .....	56
1. 供試木 .....	56
2. 実験法 .....	57
III. 結果および考察 .....	57
1. future vessel の発達の季節的経過 .....	57
2. future vessel の各発達段階 .....	59
1) 新 生 .....	59
2) 拡 大 .....	61
3) 2 次 膜 形 成 .....	64
4) 木 化 .....	64
5) 穿 孔 形 成 .....	65
IV. 結 論 .....	65
V. 摘 要 .....	67
文 献 .....	68
Summary .....	69
写真とその説明 .....	71

#### I. 序 言

樹木の木部形成経過を十分に理解することの重要さは前報<sup>1)</sup>において述べたとおりであり、改めて言うまでもない。著者らはそのような観点からここでは広葉樹について前報と同様な研究を進めた。

\* この一部は第20回日本木材学会大会(1970)において発表した。

\*\* 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

広葉樹の木部には多くの種類の細胞があり、それらが複雑に入り組んで木部を構成している。そのためその組織・構造には未知なものが多数あるものと考えられ、今後も多くの研究が必要である。この多数の種類の細胞のうちで道管については研究される機会が比較的多かったが、しかし、その発達経過については、いまだ完全に理解されているとは言えない。ここに、一応従来の研究成果にもとづいて道管の発達経過をまとめてみると次のようである<sup>3-8,13,18)</sup>。

道管の発達は春先、突発的にかつ急激に進む<sup>6)</sup>。それはまず接線方向に拡大してその最大径に達し、次いで半径径がその最大に達し<sup>3,6)</sup>、その後2次膜の形成と木化が進み、穿孔が完成して道管として成熟する<sup>6)</sup>。この拡大に伴い周囲の細胞は互いに分離したり<sup>13)</sup>、押しやられたりして<sup>18)</sup>、その本来の配列(形成層での並層分裂による整然とした半径方向の細胞列)は非常に乱れる。特に道管が半径方向に拡大する際にはその影響が著しい。すなわち、拡大中の道管に対応する半径列ではその形成層細胞の分裂頻度は低下し<sup>3)</sup>、時には分裂が停止してしまうこともある<sup>7)</sup>。その間、拡大中の道管に対応しない半径列の形成層では障害なく分裂を続ける<sup>3)</sup>。この両者の分裂頻度の差、すなわち新生される細胞数の差が道管の拡大のための主なスペースとなる<sup>2)</sup>と考えられている。また道管に接線方向で接している細胞が半径方向に拡大することによってもスペースが提供される<sup>18)</sup>と考えられている。

しかしながら前述したように、道管の発達経過についての研究例は少なく、とくに具体的なデータにもとづいたものが少ない。そこで著者らはできるだけ詳細にかつ具体的なデータから道管の発達経過を理解しようとして研究に着手した。その結果、道管の発達についてその経過をかなり詳細に把握することができたが、中には、従来一般的に認められていたものとは異なる現象と考えられる知見もある。実験はなお進められているので、ここには、得られた成果を予報的に報告する。

なお、この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、とくに前田豊助手の並々ならぬ御援助と当木材理学教室の皆様の御協力を受けた。ここに深く感謝する。

## II. 研究方法

その大略は前報<sup>11)</sup>と同じであるが、2生長期間にわたって樹幹より定期的に試料を採取し、その顕微鏡切片を観察して研究を進めた。

### 1. 供試木

道管の発達経過を調査するには、材中における道管の存在の仕方ができるだけ単純なものの方が都合が良い。ハリギリ(*Kalopanax pictus*)の春材道管は単列なので、その発達経過も最も単純であると考えられるので供試樹種とした。北海道大学苫小牧地方演習林内でその生長が良好かつ正常と考えられるもの(胸高直径30~100 cm, 樹高18~20 m)を1969年度に3本、1970年度に2本選定し実験に供した。

## 2. 実験法

試料は胸高部付近から定期的 (1969年度は4月末から10月末まで10~15日毎, 1970年度は4月末から6月末まで5~7日毎) に打ち抜いて取った。試料中の形成層付近は非常に損傷を受けやすいので, その打ち抜きは可成りの技巧を要する。しかし今回も前報で使った特殊ノミを用いたので<sup>11)</sup>, 容易に試料を採取することができた。

打ち抜き後, 試料は直ちに FAA 液で固定し, 常法通りセロイジンで包埋した<sup>14)</sup>。顕微鏡切片は主に横断面 (10 $\mu$ 厚) で, サフラニンとファスト緑の2重染色を行ない<sup>9)</sup>, カナダバルサムで封入, 検鏡した。なお, この染色中にセロイジンは脱包埋されてしまう。

また, 分化の極く初期には“春材道管となるべき細胞”の確認は非常に難しい。そのため本研究においてはその周囲の細胞と比較してその大きさから明らかに“春材道管となるべき細胞”と判断できる迄はその他の細胞と一緒にして扱った。また以下ではこのようにして判断された“春材道管となるべき細胞”を便宜上 future vessel と言うことにし<sup>13)</sup>, それには future vessel element の意味をも含めて使うことにする。

この future vessel の2次膜形成の開始は直交ニール間での細胞膜の複屈折性の出現を, また木化の開始はサフラニンによる細胞膜の赤化をそれぞれの指標として観察を進めた。しかしながら, 2次膜形成および木化の終了については本研究ではその指標となるものを見出せなかったものでそれについては言及しない。

## III. 結果および考察

樹木の道管の発達経過を見る場合, 季節的観点 (生長論的観点) からのものと, 単に特異な細胞の分化・成熟経過としての観点 (細胞学的観点) からのものとの2つの場合が考えられる。しかしながら実際の発達経過はこの2つの観点を統合したものであり, 両者を明確に区分することは不可能である。著者らはこの点を十分に認識した上でなおかつ, 発達経過を詳細に説明する便宜上から重複する部分があるかもしれないが, 上の2つに分けて説明してゆく。

### 1. future vessel の発達の季節的経過

北大苫小牧地方演習林におけるハリギリの春材道管の季節的発達経過 (1969年度) は Fig. 1 に示される通りである。測定は3本のハリギリの胸高部付近から打ち抜いていった試料からの横断面切片でなされた。Fig. 1 には future vessel の接線径 (T) と半径径 (R) の増加してゆく経過が実線と点線で示されている。また, future vessel の2次膜形成の開始時期 (IS), 木化の開始時期 (IL), end wall の見られなくなった時期 (M) も示されている。さらに春材道管の完成時期と比較する意味でハリギリの葉の開いた時期 (BB) も示されている。

それによると, ハリギリの形成層活動は4月下旬頃に再開されたものと見なされる。その後, future vessel の直径は急激に増加し, 形成層活動再開1ヵ月後の5月下旬には早くもその接線径は最大 (220 $\mu$ ) に到達し, それよりも10日程遅れた6月上旬にはその半径径も最大

(300  $\mu$ ) になってしまった。このように、ハリギリの future vessel は非常に短期間でその拡大を完了してしまう。また、道管要素細胞はほとんど伸長生長しないので、いわゆる表面生長の期間は約1月位と考えられる。

future vessel の2次膜形成の開始がみられたのは5月31日の試料からであった。これは丁度、表面生長の終了間近である。切片上で2次膜の形成による複屈折が認められるようになるには形成が或る程度進んだ段階であると考えられる。それ故、ハリギリの future vessel の2次膜が形成され始めたのは5月中旬頃と見なすべきであろう (Fig. 1 の IS)。

2次膜の形成開始と同様に、5月31日の試料から future vessel の木化が始まった。しかし、サフラニンによる膜の染まり方は非常に弱く、その後の試料、すなわちさらに木化が進んだと考えられるものと比較してその違いは著しかった。サフラニンによる染色結果は定性的なものであるが<sup>1)</sup>、この研究のように形成経過を追求している場合の、この時点における非常に弱い染まり方は木化の開始直後を示していると考えてもよからう。すなわち future vessel の木化は丁度この頃に始まり、2次膜形成の開始よりも幾分遅れるものと考えられる (Fig. 1 の IL)。

future vessel の end wall は6月19日の試料までは認められたが、中には6月9日の試料ですでに end wall が破壊しているものもあった。道管要素細胞の分化はすべてが同じ速度では進まない<sup>4)</sup>、6月中旬過ぎまでかかって end wall は破壊・消失するのであろう (Fig. 1 の M)。この end wall の消失をもって道管としての形態を具備するので、ハリギリの場合にはその future vessel は遅くとも6月末までには春材道管として成熟するのであろう。すなわち、形成層活動の再開後約2カ月間でハリギリの春材道管は成熟してしまった。

なお、ハリギリの葉が開いたのは6月上旬で (Fig. 1 の BB)、それは丁度 future vessel が成熟する時期と非常に近似している。環孔樹種の水分の輸送はその最外年輪の道管に限定されていると考えると<sup>5)</sup>、future vessel の成熟期間を限定する一つの要因として葉の開く時期が重要なものであるかも知れない。もしも future vessel の成熟と葉の開舒との間に直接的な関係が確認されるならば、樹木の外見上からその内部の木部形成経過を或る程度推測できることになり、育林上からも非常に重要な示唆を与えることになる。今後さらに研究を進めてゆくつもりである。しかし、その際ここでは特に取りあげなかったが、良く発達した樹冠の場合には

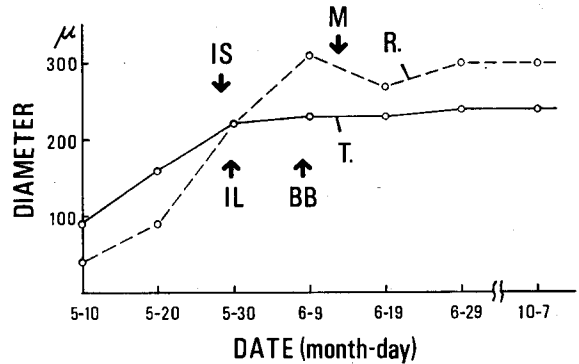


Fig. 1. Developmental process of the future vessel in 1969. Designated as follows: T tangential diameter, R radial diameter, IS initiation of secondary wall formation, IL initiation of lignification, M maturation (perforation), BB bud break.

葉の開く時期が各枝において必ずしも同じではないことが問題となる。

以上のように、ハリギリの春材道管が形成され分化してゆく順序は従来言われていたもの<sup>18)</sup>と基本的には同じであることがわかった。しかしながら、その発達経過における各段階を詳細に検討すると従来の説では説明のつかない現象と考えられる場合が若干見られた。それらの現象を確認するために、1970年度に再び実験を行ない、試料の採取間隔を短くして future vessel の発達経過を集中的に観察できるようにして研究を進めた。その結果、若干の成果を得たので以下に詳細に報告する。

## 2. future vessel の各発達段階

### 1) future vessel の新生

Photo 1 には形成層活動(細胞分裂)の再開直後の形成層帯およびその付近の細胞が見られる。写真上で下方の細胞膜の厚い細胞までが前年度の年輪である。上方が師部側で、師部細胞の一部が見られる。中央部の数個の扁平な細胞が形成層帯を構成している細胞である。この形成層細胞の各接線膜の厚さを比較してみると明らかなように、そのなかには極く薄いものがあるのが認められる。細胞分裂により新生されたばかりの接線膜は非常に薄いので<sup>12)</sup>、そうでなく、もともとあった接線膜とはその厚さから容易に識別できるものと考えられる(Photo 1 の矢印)。なお、形成層細胞の細胞質は若干の原形質分離を起してはいるが、液胞の発達が認められ、明らかに活動期に入ったことを示している。

分裂開始直後(Photo 1)から7日後の形成層付近の状態は Photo 2 に見られる通りである。写真の中央部の扁平な細胞群が形成層細胞で、盛んに分裂を行っており、隔膜形成体(Photo 2 の太矢印)も認められる。年輪界側には接線径の増加の著しい future vessel が見られる。この形成層帯付近の細胞の接線膜にも厚さの違いがあり、細胞分裂により新生されたもの(Photo 2 の矢印)とそうでないものとは容易に識別できる。なお、写真左側には放射組織が見えている。

Photo 1, 2 からもわかるように、膜の厚さから分裂した細胞を識別することができるので、各半径方向細胞列中における分裂細胞の位置を調べ、形成層活動の再開の頃にはどの位置で分裂することが多いのかを観測してみた。その結果が Table 1 で、4月21日・28日・5月3日

Table 1. Total number of divisions at the each cambial cell position in radial rows

Cell No.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
4-21	0	0	35	89	40	22	16	14	22	5	2	
4-28	0	0	15	72	79	63	27	30	19	8	4	1
5-3	0	0	1	10	32	37	30	26	17	5	1	

Note: Cell No. (1~12) shows the position in the cambial zone from annual ring boundary (see Photos 1, 2) to enlarging phloem cell.

の各試料について観測したものである。すなわち、切片中の各半径列毎に年輪界から数えて何番目の細胞が分裂中または分裂後であるかを観測し、それを半径列中の各位置毎に積算したものである。しかし切片が全く同じ大きさ、すなわち半径列の数が全く同じでないとその絶対値を比較しても余り意味はないので、各位置における分裂細胞数の全分裂数に対する相対値(%)を求めた。それが Fig. 2 である。

Fig. 2 からわかるように、分裂している細胞の最も多かった位置は、年輪界から数えて、4月21日の4番目、4月28日の5番目、5月3日の6番目と次第に木部側から師部側へと移行している。このような分裂頻度のピークの移行傾向は一般的に認められているものである。

Table 1, Fig. 2 で最も特徴的であり、かつ非常に重要な意味を持つのは、すべての試料について年輪界から1番目と2番目の細胞には分裂したと考えられるような薄

い接線膜をもったものが全く認められなかったことである。すなわち、1番目と2番目の細胞は形成層活動の再開頃には分裂しなかったということである。さらに、Photo 2 で見られるような明らかに future vessel と考えられる細胞は常に3番目以内に位置していたにも拘らず、その接線膜は厚く、それが分裂して新生されたものとはどうしても考えられない。

TUCKER・EVERT<sup>15)</sup> は *Acer negund* L. の2次師部の季節的な発達経過を研究し、最初の師管は未分化のまま形成層細胞の師部側で越冬した細胞から生ずると報告している。また ZASADA<sup>16)</sup> は文献を引用し、第1列目の道管は“越冬した細胞”の拡大により生ずるのであると考察し、red oak の場合についてもそれを肯定している。しかしながら、それを裏付ける具体的なデータは欠いている。

一方、BANNAN<sup>2)</sup> は針葉樹についてはあるが、木部母細胞の最初の分裂と2回目とは2週間以上も間があると報告している。ハリギリの1970年度における活動の再開は推定していたよりも若干早く、したがって、本実験の第1回の試料採取日である4月21日以前にさらに一度試料を取るべきであったかも知れないが、4月21日にはもう1本の供試木からも採取された試料がある。その形成層帯付近が Photo 3 で、Photo 1 と同じようにその形成層細胞の液胞の発達が見られ (Photo 3 の矢印)、明らかに活動期に入っていることが認められる。しかし

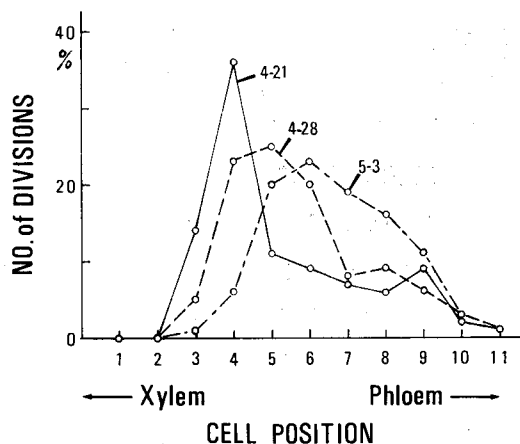


Fig. 2. Variation of the frequency (%) of the cell divisions at each cambial cell in radial rows from annual ring boundary to enlarging phloem cells. Note that no divisions can be seen at 1st. cell and 2nd. cell immediately after re-activation of the cambium. Collected in April 21, 28 and May 3, 1970.

ながら、活動期に入ったばかりであって、分裂により新生された薄い接線膜は全く認められなかった。まして年輪界側の半径径の幾分大きな細胞は1つも認められなかった。

要するに、Photo 1 は形成層細胞の分裂再開直後であり、Photo 3 は分裂再開直前であると言えよう。Photo 1, 2 と Table 1 および Fig. 2 で示された事実を考えあわせると、ハリギリの年輪界と形成層帯とにある2~3個の細胞は“未分化のまま越冬”し、春先にはそのまま分化を始めると考えられる。さらにこのなかには春材道管へと成熟してゆく future vessel も含まれていると考えられる。ただし、4月21日以前の試料がないために若干の疑問は残っており、それについては再度実験を行ない確認しなければならない。

さらに、Photo 1, 3 の形成層帯と年輪界との間にある細胞の半径径は形成層細胞のそれよりも幾分大きい。供試木は同じではないが、Photo 4 は1969年10月7日に採取した試料の形成層帯付近である。その形成層細胞の半径膜は厚く、液胞の発達も見られず、休止期に入った形成層細胞の典型的な特徴を顕著に示している。その年輪界側の細胞の半径径は中央部のそれとほとんど同じであり、Photo 1, 3 のように明らかにそれと判断できるような違いはない。すなわちこの年輪界側の細胞は休止期よりも半径径は増加しており、分化の開始されたものと言えよう。結局、future vessel を含む年輪界側の2~3個の細胞は未分化のまま越冬し、春先には形成層細胞の分裂が再開される前、あるいは同じころにその半径径の拡大を始めると考えられる。

ハリギリの胸高部付近の春材道管が越冬した future vessel の成熟したものであることはほぼ確認されたが、ハリギリの樹幹全体にわたってこのような事実があるのか、さらに幼齡樹の場合についてはどうなのか、まだまだ研究されなければならない点が多々ある。また、樹種的な観点、さらには気候的な観点からも研究されなければならない。最終的には越冬の意義についても論議が進むものと考えられる。

## 2) future vessel の拡大

future vessel を含む年輪界側の2~3個の細胞は未分化のまま越冬し、それらは非常に早い時期に拡大する。その後 future vessel だけが特異的な拡大を続けてゆくことになる。Fig. 1 でも見られたように future vessel はまず接線方向へと拡大を進める。その結果、future vessel の接線方向にある細胞はその影響を非常に受ける。Photo 2, 5 に見られるように、future vessel はその接線方向にある細胞群中に徐々に割り込み、それらは互いに分離し、それらの本来の整然とした配列を乱した。その影響は future vessel に直接に接している細胞または半径列だけでなく、それから離れている細胞や列にも及んだ (Photo 5)。PRIESTLEY et al.<sup>13)</sup> は oak, elm, sweet chestnut, ash などの道管の発達中に見られる周囲の細胞が分離してゆく状態を示すと共に、それは中間層に添って生ずると報告している。

このような接線方向への拡大とともに半径方向への拡大も進行してきた。この場合も接線方向への拡大の場合と同様にその周囲の細胞は影響を受けた。その最も典型的な例が Photo 6

に見られる状態である。Photo 6 には2つの future vessel とその右側の内腔には大きな核とその中にある仁および核に付着した細胞質が見られる (Photo 6 の太矢印)。この2つの future vessel にはさまれた状態の数個の細胞 (Photo 6 の矢印) は互いに離れてしまい、まるで液体中に浮んでいるかのようであり、その位置を変えること (移動) も割合に容易であるように思われる。ハリギリの成熟した道管と道管が接している場合にはその間に細胞が認められないので、Photo 6 のように future vessel にはさまれた細胞は最終的にはその間から追い出されてしまうのであろう。なお、Photo 6 の切片には若干の破損部は認められるが、その両端の放射組織の状態からみて切片に見られるもののすべてが全くの artifact であるとは考えられない。

Photo 5, 6 で示されるように、future vessel の接線方向や半径方向への拡大によりその周囲の細胞は可成りの影響を受ける。しかしそれは単に一方的に影響を受けるというだけではなく、Photo 6 に見られたようにその周囲の細胞にも或る程度の準備らしきものがあると考えた方が良くであろう。すなわち、その周囲の細胞は容易に動きやすい状態にあり、そのために分離も生じ、さらには移動も起り得るのであろう。

future vessel が拡大するためのスペースの少なくとも一部はこのようにして提供されるものと考えられる。しかし、特にその半径方向への拡大の場合には前述したように、その主体は形成層細胞の分裂頻度の変化 (差) によってもたらされると考えられている<sup>3,7)</sup>。この変化 (差) をハリギリについても確認しようとして、接線膜の厚さにもとづいて分裂頻度を観測した。それが Table 2 で、1970 年度の供試木についての結果である。

各時期 (4月21~5月18日) の横断面切片上のすべての半径列について、各列中で薄い接線膜をもつ細胞数を拾い、その数をその列の分裂細胞数とした。このようにして求めた各列の分裂頻度をその列が future vessel に対応するか否かで分け、それぞれの分裂頻度の平均を求めた。なお、4月21日についてはまだ十分に拡大が進んでいないためあえて future vessel を指摘することはせず、一括した平均値を求めた。また、5月18日で早くも future vessel の木化が始まったのでそれ以降は測定しなかった。

Table 2 によると、4月21日では半径列あたりわずか平均1.6回の分裂しか見られなかったものが、その後は future vessel に対応する列もそうでない列も徐々に増加し、5月18日には両者とも平均4回以上は分裂したことが認められる。もしもスペースの提供の主体が分裂頻度の差違であるならば、ハリギリのように巨大な道管にまで拡大するような場合には分裂頻度

**Table 2.** Average number of cell divisions in radial rows corresponding to future vessel and non

Date	4-21	4-28	5-3	5-8	5-13	5-18
Future vessel	1.6	2.9	2.1	3.5	3.3	4.5
Non	1.6	2.7	2.6	3.4	4.0	4.3

Note: Future vessels can not be distinguished on 4-21.

に顕著な差が生じなければならない。しかしながら、この間に future vessel はその径を急激に拡大しているにも拘わらず、Table 2 の数値からはそのことが両者の分裂頻度に決定的な差を与えていると読み取ることにはできない。逆に4月28日、5月8日、5月18日について言えば future vessel に対応する列のほうがわずかではあるが高い値を示してさえている。

一方、5月3日、13日のように future vessel に対応する列のほうが低い場合には、両列の頻度の差(各々0.5, 0.7)は逆の場合(各々0.2, 0.1, 0.2)よりも大きい。もしもこの差の大きさが意味を持つものと考え、分裂頻度の差によるスペースの提供は断続的なものと見なさざるを得ない。また逆の場合を如何に考えるべきか問題が残る。

要するに、Table 2 の数値からみて、本研究で扱ったハリギリについては future vessel の半径方向への拡大の際に形成層細胞の分裂頻度の差違がスペース提供の主体をなすと考えるのは幾分疑問が残る。しかし MURMANIS<sup>12)</sup> が指摘しているように光学顕微鏡を分裂頻度測定の手段としたことに若干の問題が残るかもしれないが、それについては今後の研究に待ちたい。

future vessel が拡大中にその内腔へと突出している細胞が観察された(Photo 7, 8の太矢印)。このような細胞は1969年度、1970年度の供試木すべてに稀にはあるが見られた。なお、切片の変形や破損によってもこれと類似したものが見られる場合もあるが、その際にはそれが artifact であると容易に判断される。

Photo 7 は写真上では余り鮮明ではないが、2個の核(矢印)が認められるので、2個の細胞が突出している場合である。一般に突出している細胞は future vessel の内腔で年輪界側に多く見られたが、写真上では接線側にもそれに近い細胞が認められる。前述したように、future vessel が拡大している間、その周囲の細胞は可成り動きやすい状態にあるらしい。それにも拘わらず、このような細胞はその位置を変えたり、移動したりするとかせずに内腔中へ突出してしまっている。その上、future vessel の拡大に対して最も早く適応し、安定した状態になるとみられる年輪界側に多く見られた。すなわち、このような細胞は突出した状態になった後でその位置を変えたり、移動する余地のほとんどない部分に多く見られた。またその中には Photo 8 に見られるように、つぶれてしまい細胞としての形態を失ってしまったものもあった。このつぶれてしまった細胞が内腔中へ典型的に突出したもの(Photo 7)の時間的経過を示す例であるとも考えられる。ZASADA<sup>18)</sup> は道管と放射組織との間にある細胞は押しつぶされて、消滅したり周囲状細胞になったりすると示唆している。このことがハリギリの future vessel の内腔中へ突出した細胞に対しても言えるならば、これはスペース提供の最も効果的な方法である。

ZASADA<sup>18)</sup> は道管の拡大に際しては、形成層細胞の分裂と道管に隣接する細胞の半径方向への拡大とによりそのスペースが提供されると考えている。ハリギリの場合も種々の要因、すなわち周囲の細胞の配置変えや移動およびそれに伴う形態変化、周囲の細胞の半径方向への拡大、稀には突出した細胞の消滅、そして分裂頻度の若干の影響などが相互に作用しあってスベ

ースを提供すると考えるべきであろう。もっとも、この研究だけでは future vessel の拡大機構を十分に理解できたとは言えない。しかしながら、それを解明する上で非常に重要であると考えられる二・三の知見を得ることができた。今後はそれらについても研究を進めていく必要がある。

### 3) future vessel の2次膜形成

ハリギリの各時期の横断面切片を順次直交ニコール間で観察してゆくと、future vessel はその拡大が終りに近づいた頃から非常に顕著な複屈折を示すようになった (Photo 9)。これはマイクロフィブリルが切片面に平行に、すなわち細胞軸に直交した膜層が形成され始めたからである。一般的にはこの層を  $S_1$  層と見なすのであるが<sup>11)</sup>、この実験におけるハリギリの場合にはそれ以降の試料 (さらに2次膜形成が進行したと考えられる) についても、また future vessel が成熟して道管となったものについてもその複屈折は依然として均一であり、いわゆる  $S_2$  層や  $S_3$  層に各々特有な複屈折は認められなかった。

それについては、WARDROP<sup>17)</sup> は細胞膜の横断面の複屈折が均一に見える場合、それが層状構造の欠如によるためか、各層のマイクロフィブリルの配向にわずかの違いしかないためか、層中の膜孔によってマイクロフィブリルの配向が乱れているためか、決定的なことは言えないと言っている。一方、HARADA<sup>10)</sup> は道管膜には通常3層構造があり、*Fagus crenata* の道管膜を電子顕微鏡で調べて  $P+S_1$  層と  $S_2$  層と  $S_3$  層との厚さの比は 25:50:25 であると報告している。多分、ハリギリの場合も3層構造を持っているとは思われるが、WARDROP<sup>17)</sup> の言う2番目または3番目の理由で複屈折が均一に見えたのであろう。

future vessel 自体の2次膜形成経過は上述した通りであったが、その形成開始はその周囲の細胞よりも早くに始まった (Photo 9 の右側の future vessel)。その後 future vessel の周囲の2~3個の細胞が始まり (Photo 9 の左側の future vessel)、それ以外の細胞は年輪界側から形成され始めていった (Photo 9 の中央部)。

なお、Photo 9 においてこれらの future vessel と上方の師管 (st) との間の暗い部分が形成層帯 (cz) と2次膜形成前の分化細胞である。下方で顕著な複屈折を示しているのは前年度夏材最終部 (rb) である。

ZASADA<sup>18)</sup> も同じような2次膜形成開始順序を観察し報告しているが、さらに生化学的な面からの考察を加え、2次膜形成に対する生長ホルモン (auxin) の影響を考慮している。

### 4) future vessel の木化

木化の進行についてはサフラニンとファスト緑の2重染色法で調べたが、この染色法は木化の迅速な定性指示法で広く用いられているものである<sup>1)</sup>。本研究においても非常に有効な染色法であった。木化は中間層の corner thickening に隣接している1次膜から始まると言われているが<sup>16)</sup>、ハリギリの future vessel の場合も隣接する細胞との接触部付近から始まった。その後 future vessel の膜へ進み、次いでその周囲の細胞へと進行した (Photo 10)。木化の場

合も future vessel 以外の細胞は遅れて始まるようである<sup>18)</sup>。なお future vessel およびその周囲以外の細胞は2次膜の形成経過とは異なり、複雑な経過をとるようなので、それについては別の機会に報告したい。

#### 5) future vessel の穿孔形成

道管の発達についての研究では特に穿孔の生ずる end wall に関心が集まっている<sup>9)</sup>。EAMES・MACDANIELS<sup>4)</sup> は *Robinia pseudoacacia* の道管の発達経過について研究し、その2次膜の一部または全部が形成された後で end wall の穿孔と原形質の消失が始まるとした。ESAU<sup>6)</sup> は道管の発達経過についての研究結果がすべて一致している訳ではないとしながらも、道管の穿孔は2次膜形成および木化の生じた後で生じると考えた。ハリギリの場合も、future vessel の2次膜形成および木化の始まった後に穿孔(ハリギリは単穿孔)された(Fig. 1)。

ESAU<sup>5)</sup> は celery の道管の側膜は薄い、その end wall は特異的に厚くなる部分があり、その断面はレンズ状であると指摘した。EAMES・MACDANIELS<sup>4)</sup> は end wall はレンズ状またはプレート状であり、それは中間層とその両側にある1次膜とからなる3層構造であるとした。しかしながら、ハリギリの場合その end wall はレンズ状の肥厚部を持っているようには見られず、均一な薄い膜であるように思われた(Photo 11の太矢印)。

また ESAU<sup>5)</sup> は道管の核は通常その中央部や側膜の近くにあるとしたが、EAMES・MACDANIELS<sup>4)</sup> は核は小さくかつ扁平になって end wall の穿孔の生ずる部分に存在すると考えた。しかし、ハリギリの場合、核は future vessel の中央部にも、側膜の近くにも、時には end wall 上にも存在し一定の存在位置を示さなかったため、特定の位置を占めるものではなく、それ故穿孔とも直接的な関係があるとは考えられなかった。

さらに、ESAU<sup>5)</sup>、EMES・MACDANIELS<sup>4)</sup> らは end wall が溶解・破壊し、消失して穿孔されると指摘しているが、本研究ではそのような具体的な状態にある end wall を押えることができなかった。しかしながら、穿孔のどの段階のものか不明ではあるが、end wall 上にある小さな穴(Photo 12の太矢印)が認められた。Photo 12は横断面切片上で見られた end wall の一部で、小孔は数個が集まって1群を構成している。この小孔が end wall の破壊と関係あるものかどうかはまだ結論を出すに至っていない。なお、この future vessel は木化が始まっているが、end wall には木化の徴候は認められない。

### IV. 結 論

1979年度の苫小牧地方におけるハリギリの春材道管は4月下旬の形成層活動の再開後、わずか2カ月間で成熟してしまった(Fig. 1のM)。すなわち future vessel は5月下旬にはその接線径が、また6月上旬にはその半径径も拡大を完了した。future vessel の表面生長段階は約1カ月位と考えられる。2次膜が形成され始めたのは5月中旬頃で(Fig. 1のIS)、それより幾分遅れて木化が始まった(Fig. 1のIL)。ハリギリの開葉は大体6月上旬で、それは丁度 future

vessel の成熟時期と非常に近似していた (Fig. 1 の M と BB)。今後、さらに詳細な研究が必要ではあるが、一応 future vessel の成熟の目安として開葉時期を参考にすることはできそうである。

上述したように、ハリギリの春材道管も一般的な道管の発達する (分化する) 順序と同じであった。しかしながら、各分化段階には一般的に認められている現象とは異なるものが若干観察された。例えば、形成層に隣接した2~3個の細胞 (future vessel も含む) は未分化のまま越冬し、春先には直ちに拡大 (表面生長) してゆくことが分裂頻度の観測結果からほぼ確認された。また、同じ観測から、future vessel の拡大の際に形成層細胞の分裂頻度が著しく変化するとは考えられなかった。すなわち、future vessel に対応する半径列中の形成層細胞の分裂頻度が低くなり、一方対応しない列ではそのまま継続するので、その差によって拡大のためのスペースが提供されると言われる現象についての確証は得られなかった。むしろハリギリの場合には拡大とは余り関係が無い様に思われる。

一方、拡大に伴いその周囲の細胞は非常な影響を受け、分離や移動および変形などが生じた。それ故、拡大時にはその周囲の細胞は非常に動きやすい状態にあり、これがスペースを提供するのに最も貢献しているのではないかと考えられる。さらにその存在が普遍的なものかどうか疑問が残っているが、future vessel の内腔中へ突出した細胞が幾つか観察された。時には突出はしているが押しつぶされてしまい細胞としての形態を示さないものも認められた。もしも、この突出した細胞が一般化されるならば、最も直接的な、しかも最も効果のあるスペース提供法であろうが、明確な結論を出すのはこの実験だけでは不十分であろう。要するに、この研究ではスペース提供の主原因を確認することはできなかったが、それは特定の要因だけによるものでなく、むしろ種々の要因 (周囲の細胞の動きやすさ、変化しやすさ、半径方向への拡大、また或る程度の分裂頻度の変化、および突出するような細胞) などが複雑に組合わさった結果であるのかも知れない。

future vessel の2次膜形成および木化はその周囲の細胞よりも著しく早く始まった。その理由として、ZASADA<sup>18)</sup> は生長ホルモンの分布を考えているようであるが、この現象を説明するにはそのような生化学的な分野からの研究が非常に効果があるように思われる。なお、end wall 上に多数の小孔群が観察された。その意味するものは不明である。また、end wall の穿孔の際の核の存在位置は一定せず、end wall の局所的な肥厚は観察されなかった。これらについては電子顕微鏡による詳細な研究が必要である。

また、本研究ではその春材道管が単列である点からハリギリを供試木としたが、単列であるためにその発達経過は非常に単純であり、本研究のような目的の場合には最も好適な樹種であろう。しかしここに明らかにされたハリギリの道管形成経過をもって、直ちに道管一般の発達経過であるとはもちろん結論できまい。さらに試料は成熟木の胸高部付近に限定されてもいる。これらの点を考慮するならば、道管一般の発達経過をより正確に知るためには樹種、樹幹

内の位置、さらに越冬細胞については気候などの点からの幅広い研究が必要である。

## V. 摘 要

1969年と1970年に北大苫小牧地方演習林内の健全なハリギリ樹幹の胸高部付近から定期的に試料を採集し、その春材道管の発達経過を調査・研究した。試料はFAA液で固定し、セロイジンで包埋し、主として横断面切片を作り、サフランインとファスト緑の2重染色して検鏡した。

研究結果はその説明の便宜上、発達の季節的経過と細胞学的経過との2つに分けて述べたが、言うまでもなく両者を厳密に分けることは不可能であり、多分に重複する点もある。まず future vessel の発達の季節的経過は次のようである。

1. ハリギリの1969年度の形成層活動は4月下旬に再開された。
2. future vessel は5月下旬には早くもその接線径の最大に達し、6月上旬には半径径も最大に到達した (Fig. 1)。
3. future vessel の2次膜形成は5月下旬に始まった (Fig. 1のIS)。
4. future vessel は5月下旬頃に木化し始めたが (Fig. 1のIL), 2次膜の形成開始よりは幾分遅れた。
5. future vessel の成熟と葉の開舒とはその時期がほぼ同じであり (Fig. 1のBBとM), これは注目に値する点である。

以上の経過は従来言われていた発達順序とその大筋では同じであった。しかし、その発達段階を詳細に見ると非常に興味ある現象が認められた。各分化段階を詳細に研究した結果、次の点が観察され考察された。

1. 形成層細胞の分裂再開後に採取した試料 (1970年4月21, 28日, 5月3日) について、分裂した細胞の存在位置および年輪界付近の細胞などを詳細に検討した (Photo 1, 2, 3, 4, Table 1, Fig. 2)。その結果、future vessel を含む年輪界側の2~3個の細胞は前年度に新生され、未分化のまま越冬し、春先に直ちに拡大を始めることがわかった。
2. future vessel の拡大に伴いその周囲の細胞は非常な影響を受け、そのそれまでの整然とした配列を乱し、中には変形するものや、時には移動すると考えられるような細胞も存在した (Photo 5, 6)。さらに拡大の際の形成層細胞の分裂頻度を測定してみたが (Table 2), 若干の検討の余地はあるとしても分裂頻度が拡大のためのスペースを提供することに直接的に関係しているとは考えられなかった。また、future vessel が拡大中に、その内腔中へ突出した細胞のあることが認められた (Photo 7)。これはこの突出した細胞の時間的経過を示すものと考えられるつぶれた細胞 (Photo 8) の存在とともに今後さらに研究されねばならない。結局、future vessel の拡大のためのスペース提供の要因は特定のものではなく、種々の要因の組合わさったものであろうと推測された。

3. 2次膜形成は future vessel, その周囲の細胞, future vessel と無関係の細胞の順に始まった (Photo 9)。
4. 木化も future vessel, その周囲の細胞の順に始まったが (Photo 10), その他の細胞の場合には非常に複雑なようなのでそれについては言及しなかった。
5. end wall にはレンズ状に厚くなった部分を認めることはできなかった (Photo 11)。また穿孔に核が関係しているとは考えられなかった。しかしながら, end wall 上に小孔群が認められた (Photo 12)。この小孔の意味については結論されなかった。

しかし, 以上の結果はハリギリの成熟木の一部分についてのものに過ぎないので, 今後は上述の結果が一般的な道管の発達経過に普遍化できるかどうかを確認する必要がある。

#### 文 献

- 1) BALATINECZ, J. J. and R. V. KENNEDY: 1967. Maturation of ray parenchyma cell in pine. F.P.J., Vol. 17, No. 10, 57-64.
- 2) BANNAN, M. W.: 1962. The vascular cambium and tree growth. In Tree Growth, T. T. KOZLOWSKI, ed., The Ronald Press Company.
- 3) BROWN, H. P., A. J. PANSHIN and C. C. FORSAITH: 1949. Textbook of Wood Technology, 1st. ed., McGraw-Hill Book Company, Inc.
- 4) EAMES, A. J. and L. H. MACDANIELS: 1947. An Introduction to Plant Anatomy, 2nd, ed., McGraw-Hill Book Company, Inc.
- 5) ESAU, K.: 1936. Vessel development in celery. Hilgardia, Vol. 10, No. 11, 479-488.
- 6) ————: 1953. Plant Anatomy, 1st ed., John Wiley & Sons, Inc.
- 7) ————: 1965. On the anatomy of the woody plant. In Cellular Ultrastructure of Woody Plants, W. A. CÔTÉ, JR., ed., Syracuse University Press.
- 8) FAHN, A.: 1967. Plant Anatomy, Pregramon Press.
- 9) F. P. R. L. Leaflet (England): 1968. No. 40, 8-9.
- 10) HARADA, H.: 1965. Ultrastructure of angiosperm vessels and ray parenchyma. In Cellular Ultrastructure of Woody Plants, W. A. CÔTÉ, JR. ed., Syracuse University Press.
- 11) 今川一志・石田茂雄: 1970. 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. 北大農演習林研究報告, 第27巻, 第2号, 373-394.
- 12) MURMANIS, L.: 1970. Locating the initial in the vascular cambium of *Pinus strobus* L. by electron microscopy. Wood Sci. Technol., Vol. 4, No. 1, 1-14.
- 13) PRIESTLIEY, J. H., L. I. SCOTT and M. E. MALINS: 1935. Vessel development in the angiosperm. Leed Phil. Soc. Proc., Vol. 3, No. 1, 42-54.
- 14) SASS, J. E.: 1958. Botanical Microtechnique, 3rd. ed., Iowa State College Press.
- 15) TUCKER, C. M. and R. F. EVERT: 1969. Seasonal development of the secondary phloem in *Acer negund.* Amer. J. Bot., Vol. 56, No. 3, 275-284.
- 16) WARDROP, A. B.: 1957. The phase of lignification in the differentiation of wood fibers. TAPPI, Vol. 40, No. 4, 225-243.
- 17) ————: 1964. Structure and formation of cell wall in xylem. In The Formation of Wood in Forest Trees, M. Zimmermann, ed., Academic Press.
- 18) ZASADA, J. C.: 1968. Earlywood in red oak: Vessel development and effect of site. Ph. D. Thesis, The University of Michigan.

### Summary

In general, vessel is one of the characteristics of the wood (xylem) in the angiosperms. Thus, many investigators have studied the vessel morphologically. However, it is not concluded that the developmental process of the vessel from production to maturation has been understood completely. Therefore, the developmental process was observed and discussed in this study.

The xylem of Hari-giri, *Kalopanax pictus*, used is characterized by the single tangential layer of the very large vessels in the earlywood, so that the future vessel (differentiating cell destined as a vessel in earlywood) is expected to represent the developmental process of the vessel adequately.

The samples of the cambial zone with the adjacent wood (xylem) and bark (phloem) were collected from apparently healthy Hari-giri stems grown at Tomakomai College Experiment Forest, Hokkaido in late April to late October in 1969 and in late April to late June at short intervals in 1970. The samples removed were fixed immediately in FAA and embedded in celloidin. Sectioning was done chiefly in transverse plans on a sliding microtome and the sections were mounted on slides for microscopy after Safranin-Fast Green double staining or only Safranin staining.

In these sections, the cell division, the enlargement, the secondary wall formation, the lignification and the perforation of the future vessel and the other adjacent cells (destined as a parenchyma cell or tracheid) were observed and discussed. The results of this investigation consists of the two parts: first, the seasonal development of the future vessel in 1969, second, the each stage of the differentiation in detail obtained in 1970.

The seasonal developmental results obtained as follows (Fig. 1):

1. At Tomakomai, cambial activity appeared to initiate in late April in 1969.
2. The future vessels enlarged rapidly to reach their maximum tangential diameter (mature size) in late May prior to their full radial diameter in early June.
3. The secondary wall formation (representing the birefringence between cross nicol prisms) of the future vessel began in late May (IS in Fig. 1).
4. The lignification of the wall (stained in red with Safranin) of the future vessel began in late May (IL in Fig. 1). But the initiation of the lignification was appeared to delay more or less than the secondary wall formation.
5. It is worthy to note that the future vessel matured (completion of the perforation) morphologically almost simultaneously with the break of the buds of the specimen tree in middle June (M and BB in Fig. 1).

As mentioned above, most of these results observed agree with the informations reported by other investigators. However, some of the phenomena at the each stage during the differentiating process does not appear to be explained completely by the information already reported.

Thus, the each developmental stage was studied further more in detail in 1970. The results obtained are as follows:

1. The cambial cells began to divide in late April in 1970. The newly formed

tangential wall was so thin that could be distinguished easily from the original (not newly formed) one (Photos 1 and 2). Sections from the material collected in April 21, 28 and May 3) showed a unique frequency of the divisions in the cambial cells (Table 1, Fig. 2). In spite of the occurrence of the dividing cells or divided cells from third to phloem counted from the annual ring boundary, the first and second cells had never been observed to have this thin tangential wall. In addition, the future vessel located at second or third had never possessed this thin tangential wall. Thus, it appears to suggest that a few of the cells adjacent to the annual ring boundary containing the future vessel may overwinter in state of immaturation. ZASADA<sup>18)</sup> pointed out also that the first row of vessels overwintered in red oak.

2. As above mentioned, the future vessel enlarged radially before the re-activation of the cambial cell division or at least simultaneously. And then the future vessel enlarged to reach its mature tangential diameter prior to full radial diameter. During the enlargement, the other cells tangentially adjacent to the future vessel were disordered their original orientations (Photo 5). Expansion of the future vessel resulted in separating and displacing the surrounding cells. It may suggest that these cells are movable in this stage of the differentiation (Photo 6).

Generally, it is recognized that the frequency of the cell divisions between the radial rows corresponding to the future vessel and the others in the cambial cells differ. However, in Hari-giri, difference of the frequency in both groups of row was not obtained (Table 2). Thus, it is appeared to suggest that the frequency of the cell divisions do not relate with the enlargement of the future vessel directly.

In addition, cells were observed to project into the lumen of the future vessel. Most of these cells tended to project on the ring boundary side of the lumen (Photo 7). Some of them were crushed to lose the appearance as a cell (Photo 8). Hereafter authors would study to confirm these cells again.

It is suggested that the future vessel enlarges rapidly and the space in order to enlarge is provided by the movable state of the surrounding cells, the radial enlargement of the tangentially adjacent cells and the others (for example, projected cell); thus it appears that the future vessel obtains the space to enlarge by the co-operation of these different factors.

3. The future vessel began to form the secondary wall on the inner side of the primary wall (right in Photo 9) and then a few of the surrounding cells initiated (left in Photo 9). Finally, the other cells (unrelated to the future vessel) represented the birefringence in order from annual ring boundary (middle in Photo 9).

4. The future vessel began to lignify after the initiation of the secondary wall formation. And then the lignification of the other cells progressed in such order as the secondary wall formation (Photo 10).

5. During the lignification of the future vessel, it is appeared that the perforation of the end wall began. However, it could be observed that the end wall swelled in lenslike and was located on by the nucleus (Photo 11). In Hari-giri, many small pores were observed on the end wall frequently (Photo 12). It is obscure how these small pores function during the formation of the perforation.

The developmental process, seasonal and each differentiating stage, of the future vessel in Hari-giri has been described considerably in detail. However, the results obtained are limited in the part at the breast height of the stem of Hari-giri at Tomakomai. The authors think to be required to investigate more about; e. g., all parts of the stem, different species and growing sites etc..

### Explanation of photographs (1-12)

All sections are stained with Safranin and Fast Green with exception of Photo 11 (stained with Safranin alone). Abbreviations used: F future vessel, cz cambial zone, dp differentiating phloem cell, rd ring boundary, st sieve tube, ew end wall, LF lignified future vessel.

- Photo 1.** Transverse section near the cambial zone, immediately after the cell division, showing the thin tangential wall (arrows). Cells between the cambial zone and the annual ring boundary are relatively wider in radial diameter than cambial cells. April 21, 1970 collection.  $\times 600$ .
- Photo 2.** Transverse section near the cambial zone 7 days after Photo 1. The thin tangential walls (arrows) and phragmoplast (large arrow) are seen in the cambial cells divided. April 28, 1970 collection.  $\times 600$ .
- Photo 3.** Transverse section near the cambial zone just before the cell division. The developmental vacuoles in the cambial cells are seen, but no divisions. April 21, 1970 collection, from another tree at the same time as Photo 1.  $\times 600$ .
- Photo 4.** Transverse section near the cambial zone during the dormancy. These cambial cells represent the typical characteristics of the dormant state; gel state of the cytoplasm and less developmental vacuoles. Most of the cambial cells are almost same in radial diameter. October 7, 1969 collection.  $\times 600$ .
- Photo 5.** Transverse section of enlargement of the future vessel. This future vessel enlarges tangentially and results in disorder of the original orientation of tangentially adjacent cells. May 8, 1970 collection.  $\times 300$ .
- Photo 6.** Transverse section of radial expansion of future vessel. Cells between these two future vessels are separated each other and may be movable. A large nucleus and nucleolus in it are located in the lumen of the right future vessel. May 5, 1970 collection.  $\times 300$ .
- Photo 7.** Transverse section of enlarging future vessel. Into the lumen on the annual ring boundary side, two cells (large arrow) project having nucleolus (arrows) respectively. May 5, 1970 collection.  $\times 600$ .
- Photo 8.** Transverse section of another type of the enlarging future vessel. This projected cell is crushed and represents no appearance as a cell. May 5, 1970 collection.  $\times 600$ .
- Photo 9.** Transverse section of the future vessel at the stage of the secondary wall formation. Secondary wall formation begins, so that the wall represents the remarkable birefringence between cross nicol prisms. In the dark zone between future vessel and phloem cells (above bright zone), the cambial

zone and enlarging cells (before the secondary wall formation) exist. May 18, 1970 collection.  $\times 150$ .

- Photo 10.** Transverse section of lignified future vessel. The walls of the future vessel and the adjacent few cells initiate to lignify (cells with black wall in this Photo). June 2, 1970 collection.  $\times 150$ .
- Photo 11.** Radial section of the future vessel with end wall. The end walls are thin uniformly (arrows) and not perforated. June 9, 1970 collection.  $\times 150$ .
- Photo 12.** Transverse section of an almost matured future vessel showing many small pores (large arrow) on its end wall. May 23, 1970 collection.  $\times 600$ .

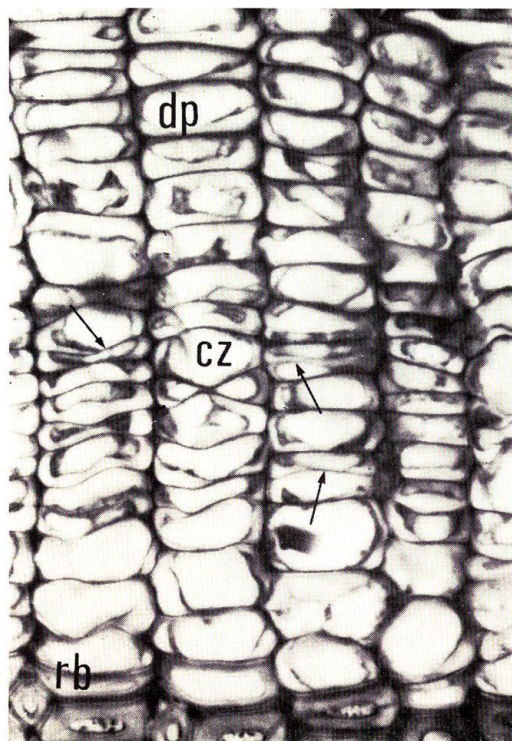


Photo 1.

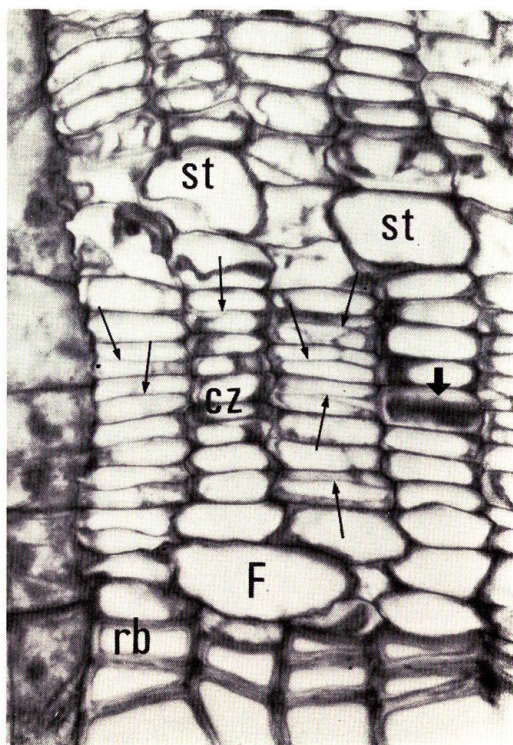


Photo 2.

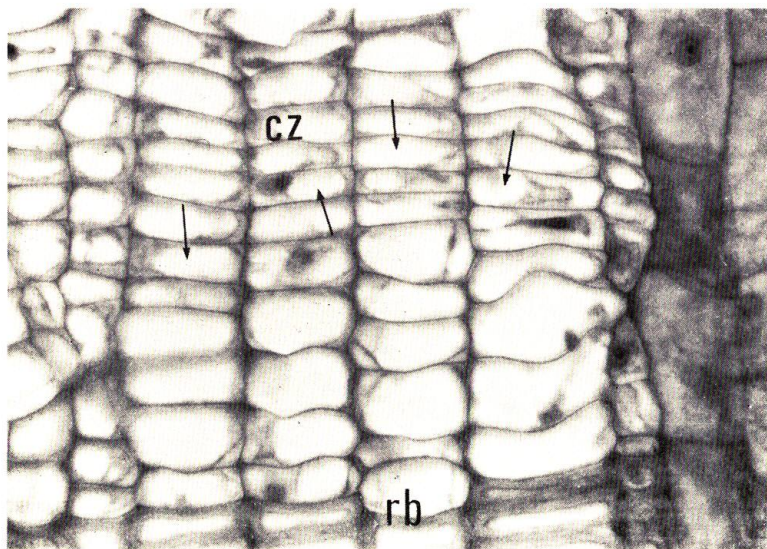


Photo 3.

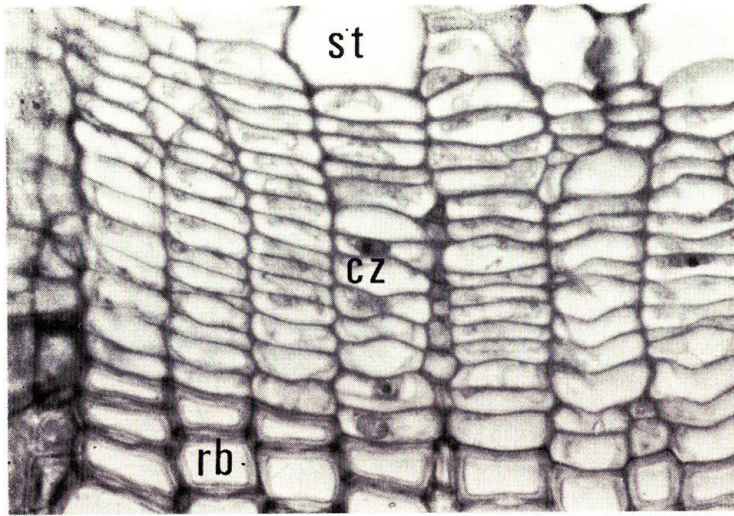


Photo 4.

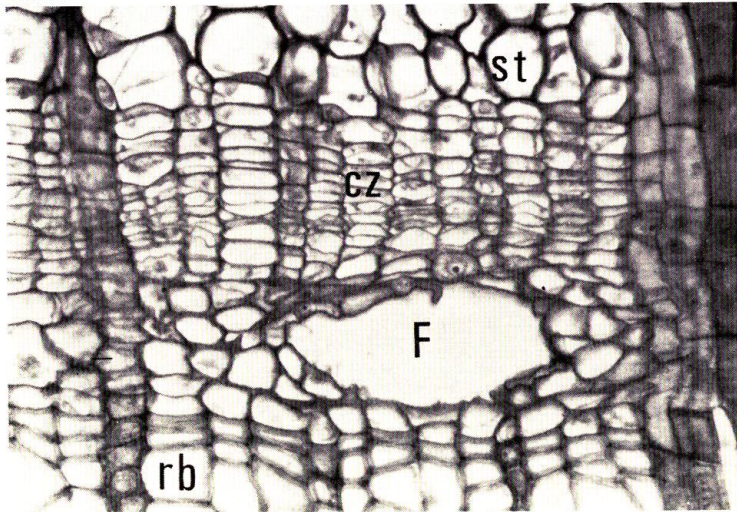


Photo 5.

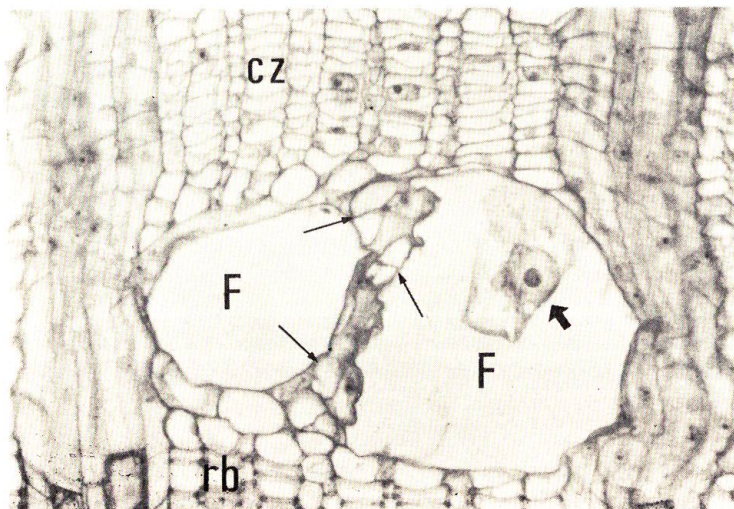


Photo 6.

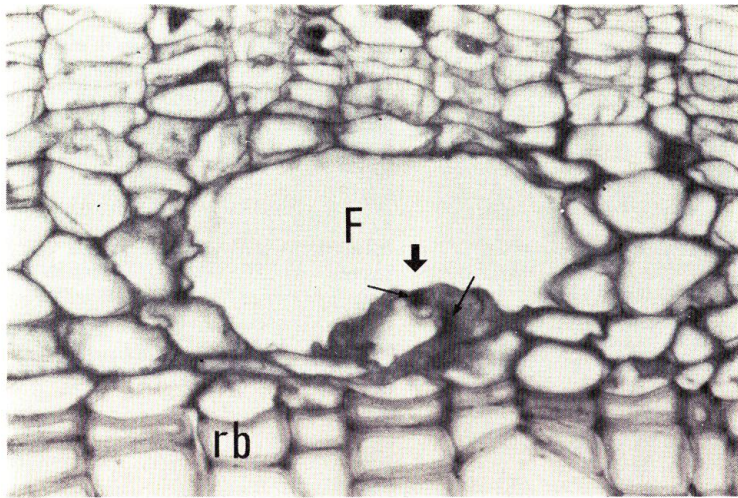


Photo 7.

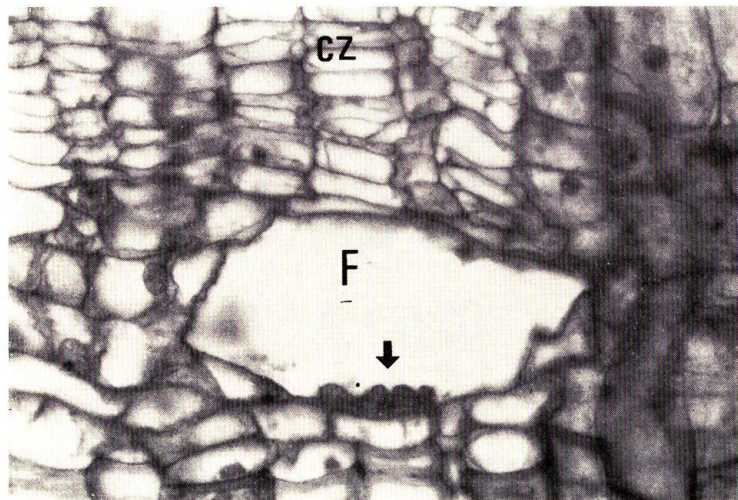


Photo 8.

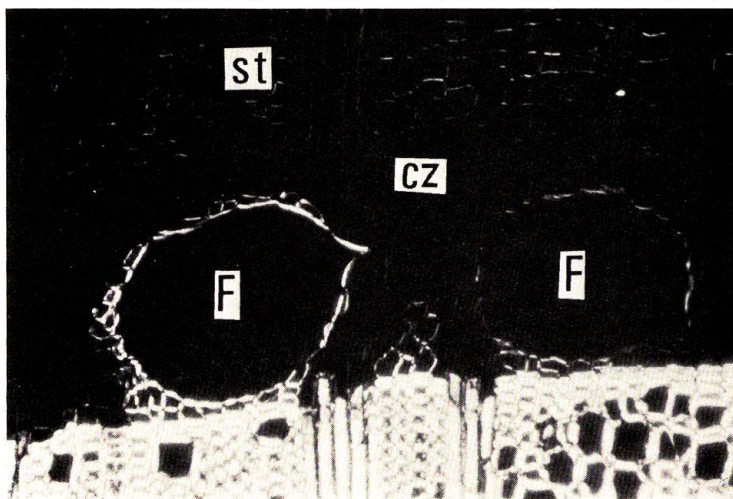


Photo 9.

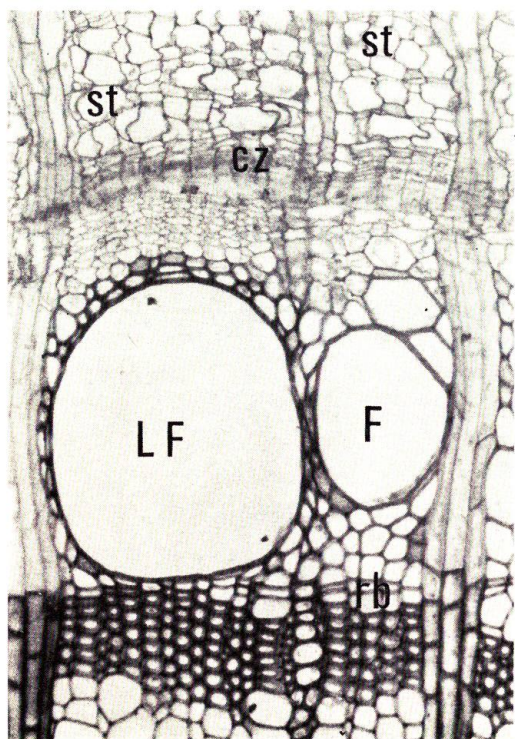


Photo 10.

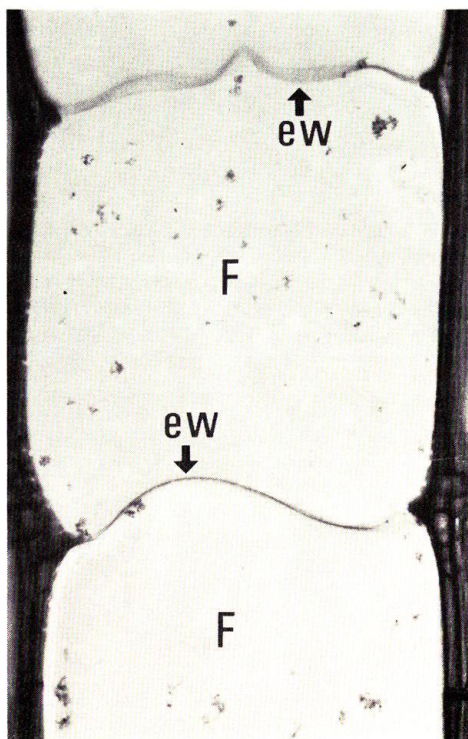


Photo 11.

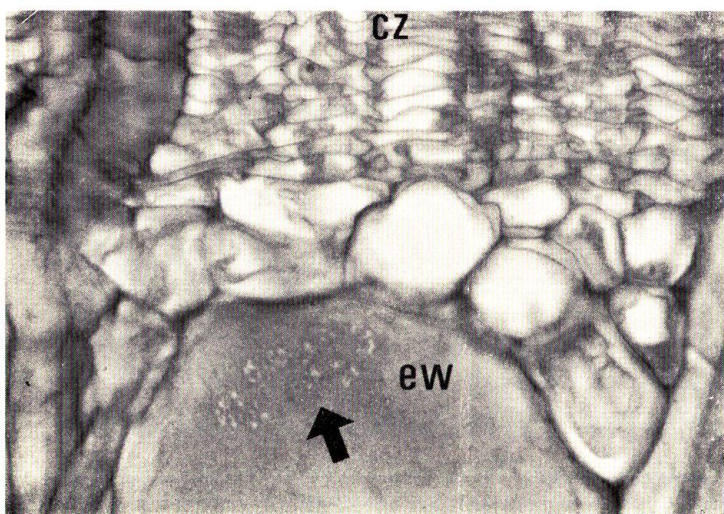


Photo 12.