



Title	トドマツ傾斜苗木の直立化と材形成過程
Author(s)	深沢, 和三; FUKAZAWA, Kazumi
Citation	北海道大學農學部 演習林研究報告, 30(1), 103-123
Issue Date	1973-07
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/20918
Type	departmental bulletin paper
File Information	30(1)_P103-123.pdf



トドマツ傾斜苗木の直立化と材形成過程*

深 沢 和 三**

Process of Righting and Xylem Development in Tilted Seedlings of *Abies sachalinensis**

By

Kazumi FUKAZAWA**

目 次

1. 緒 言	103
2. 実験方法	104
2.1 供試苗木の設定と形態の観察	104
2.2 試 料	105
2.3 実 験	106
2.4 顕微鏡観察と測定	106
3. 結果および考察	107
3.1 伸長生長	107
3.2 直 立 化	107
3.3 各部位の肥大生長曲線	108
3.4 各部位の細胞構成	111
3.5 形成された細胞の観察	112
3.6 2次膜形成期の細胞	118
4. 結 論	120
5. 摘 要	121
文 献	121
Summary	122

1. 緒 言

あて材形成のための樹木への刺激またその受け入れ機構や、形成の生理の研究において、立木に外力をかけ人工的にあて材を形成させる試みは古くから数多くなされている¹⁾。また鉢植えの苗木を用いて交互に傾斜させたり、遠心力をかけたりしてあて材を形成させることも、

* 要旨を第21回日本木材学会大会(名古屋, 1971), および第22回日本木材学会大会(東京, 1972)で発表した。

** 北海道大学農学部林産学科 木材理学教室

Laboratory of Wood Physics, Dept. of Forest Products, Faculty of Agriculture, Hokkaido University.

取り扱いが容易なことから、報告されている²⁾。

本研究で計画され実行された苗畑における苗木の傾斜実験は、地すべり地であて材に関する研究から出発した³⁾。北海道大学砂防工学教室東三郎教授が、林内地すべり地であて材の多いことから、年輪の特徴が地すべり運動の時間指標にならないかということに注目し調査してきた。林地の地表変動は樹形に変化を与え、その結果は、形成される年輪に記録として残される。すなわちあて材の年代解析をすることにより地すべり地の推移を知ろうとした⁴⁾。この調査において1969年、1970年の両年、文部省科学研究費(担当者東三郎教授)を得、木材組織学分野から深沢和三が、木材化学分野から笹谷宜志助教授が分担者として加わった。実施した研究内容の一つは林地における地すべり地あて材の性状の調査であり、これについてはすでに発表した^{3,5,6)}。もう一つは本報告の苗木におけるモデル実験であり、その予備的な実験(1969)については東がすでに報告している³⁾。

本研究は上述のとおり、あくまで林地との関連において考えようとしたものであり、自然状態で起りうる山林中での外的条件(風、雪、地すべりなど)で傾斜させられた樹木が、どのような生理条件下で直立化しようとするのか、または生き続けていこうとするのかを知ろうとしたものである。したがってある一つの部位におけるあて材の形成とその究明を目的にしたものでなく、樹幹全体のバランスという観点から、あて材形成の経過を見ようとしたものである。傾斜した樹木の直立化の機構は、そう単純なものではない。その意味で本研究は、今後の研究手段を提供するための一つの予備実験であるといえる。しかしながら本研究で明らかにした傾斜苗木の各部位におけるレスポンスの違い、およびその消長は、傾斜樹木の生理の解明に大きな意義があるものと考えられる。

本研究の手がかりを与えられた前記東三郎教授、および終始御指導を得た当教室石田茂雄教授に対し、心から感謝の意を表す。実験は主に卒業論文として取り組まれた松原健一君(1971年卒業)、中村一孝君、篠原茂光君(1972年卒業)の努力によるものである。また苗畑での実験に際しては北海道大学演習林、谷口信一教授および五十嵐恒夫助教授の御好意を得た。記して感謝の意を表す。

2. 実験方法

2.1 供試苗木の設定と形態の観察

1969年10月30日にトドマツ *Abies sachalinensis* MAST. の4~8年の苗木を木製の実験用植木箱 [90(縦)×45(横)×60(深)cm] に各3本ずつ植栽、北海道大学農学部構内演習林苗畑に1.5m間隔で25箱埋め込み、以後の試験用とした。この植木箱を春期に、片側(北側)を持ちあげ、原則として地表面から約30度傾斜するように固定し、以後その中の苗木のその年の生長と形態変化を観察し、また定期的に採取した。1生長期における苗木の形態変化すなわち最初の傾斜位置から、徐々に鉛直位置にもどる経過(直立化)の観察記録は、5cm四方に目盛った

用紙とさげふり(鉛直線)をバックにして、定期的に定位置から写真撮影をすることにより行なった。Photo 1 に示すとおりである。

2.2 試料

[1970年] 4月28日に5箱を傾斜固定した。15本の苗木は4~8年生、苗高平均33 cm (26~46 cm)、中央径平均6.3 mmであった。この15本の苗木の伸長生長量を、最初は1週間ごと、あとの時期では2週間ごとに測定した。この試料をまったく任意の順序で定期的に採取した。採取月日は次のとおりである。5月26日、6月3日、9日、15日、22日、29日(以上約1週間おき)、7月14日、27日、8月14日、28日、9月12日、26日、10月9日、24日、11月11日(以上約2週間おき)。伐採直後、苗木の全長にわたり各4~8個の円板を、形成層部位を傷つけないように注意深く採取した。円板採取位置および個数は、苗木により異なるため、最終的には当年生長を除く苗木の高さを5等分し、その相対位置でまとめることとした。

[1971年] 4月29日に3箱を傾斜固定した。1971年は、肥大生長経過をピン打ちによる傷害樹脂道の形成で材部に記録させる方法を採用した⁷⁾。5月29日に、各試料の苗高を5等分し、その中央すなわち苗高の0.1、0.3、0.5、0.7および0.9の位置において傾斜した幹の上側と下側に虫ピンを軽く落ちない程度に1本ずつ刺した。Photo 2 に示すとおりである。以後1月おきに、前回に刺した虫ピンの横に新たな虫ピンを刺していった。ピン打ちは箱を傾斜させない正常な苗木についても3本対照木として設定した。試料は1月おきに1本採取した。5月29日、6月30

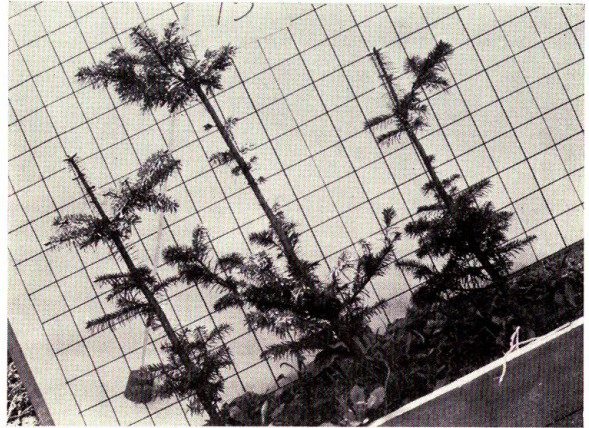


Photo 1. Tilted seedlings of *Abies sachalinensis*. (Apr. 29, 1971).

Following righting processes are observed by section paper (5 cm) and a plummet at their back.

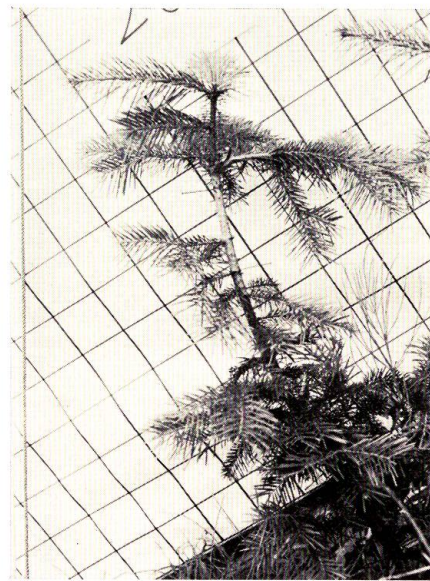


Photo 2. Righting of seedling at June 30, 1971 and pinning into the cambium.

日、7月28日、8月30日、9月30日である。対照木は10月21日に採取した。採取した試料から、直ちにピンを打った部位を中心とした円板を注意深く切りとった。

2.3 実 験

[1970年度] 切りとった円板は、FAA液で1週間固定、アルコールによる脱水処理後セロイジンで包埋した。包埋した円板は、そのまま(大きいものは2分割)で、15~30 μ 厚の木口面片切を作成、サフラニン・ファストグリーンFCFで2重染色を行ない、検鏡用試料とした。

[1971年度] 円板の処理および検鏡用切片の作成は前年と同様である。9月30日採取の円板からは走査型電子顕微鏡(SEM)観察の試料を作成した。すなわち光顕用切片作成後、木口面および傾斜の上下側で分割する柎目断面をカミソリで採取し、脱セロイジン処理のあと脱水、金蒸着をへてSEM観察用試料を得た。また圧縮あて材形成中の細胞を観察するために、一部円板については、表面のマセレーションを行なった。すなわち傾斜の上下側の限定位置で、注意深く樹皮を除き、そのままJeffrey液に浸漬し、表面の細胞だけ解離した。

2.4 顕微鏡観察と測定

[1970年度] 苗木樹幹の当初設定した傾斜の上側、下側(以下本論文では単に上側、下側とよぶ)の代表的細胞列について、当年形成された細胞を顕微鏡下で観察測定した。測定項目は、(1)正常材、圧縮あて材および春夏材の区別、(2)成熟仮道管(原形質の消失した細胞)について、5細胞ごとに膜厚M(2重膜)と内腔径Lの測定。なおそのほか未成熟細胞(原形質の認められる細胞)について2次膜形成期の細胞数(後述)を記録した。春夏材の区別はMorkの定義($L/M=2$)、および圧縮あて材の区別は、細胞形態の特徴(まるみその他)による。

[1971年度] 毎月のピン打ちにより、傷害樹脂道列が木部に形成された。Photo 3のとおりである。傷害樹脂道間の細胞数をその月の形成細胞数として測定した。ピン打ちの程度およびその刺激の差によるためか、樹脂道列は、まれに全円周にわたって形成されたものもみられたが、大部分はピン打ち箇所を中心と

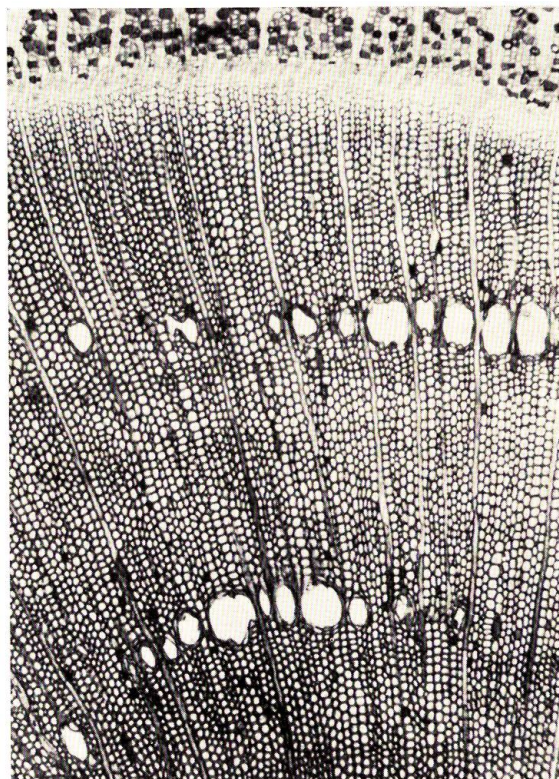


Photo 3. Traumatic resin canals produced by pinning.

して十数個の傷害樹脂道が並んでいた。小径苗木のため、ピン打ちの範囲が必ずしも厳密な上下側位置に限定できず、その円周上にわたったことから、樹脂道列の円周方向に対するずれが多く認められた。そのため月間細胞数の測定にあたっては、樹脂道列の延長線上を考えねばならないことが多かった。この場合判定に苦しむこともあったが、一方この樹脂道列の延長線上に樹脂細胞が並ぶ場合も多くみられた。幼苗の場合の傷害樹脂道の形成の生理は、ピン打ちの刺激だけでなく、それから誘導される刺激も考えられ、今後の検討が必要であろう。

マセレーションした内容物をもつ仮道管の観察は、日本光学製微分干渉装置(透過型)を使用した。無染色試料に対し光学的厚みの差がカラーコントラストとしてよく示される。

3. 結果および考察

3.1 伸長生長

1970年度の苗木の観察では、5月12日頃から芽がほころび、5月16日頃から開葉し初め、25日にはすべての苗木が完全に開葉した。6月3日から伸長生長量を測定した。Fig. 1のとおりである。伸びの量は、試料によりかなり異なるが、6月3日ですでに年生長量の50%近くまで伸び、7月14日では残存9本のうち2本を除いて生長が止まった。すなわち5~6月で伸長生長(1次生長)はほとんど終了することが認められた。

3.2 直立化

苗木は当初植木箱表面と直角である。すなわち鉛直線から約30度傾斜した苗木は、生長と共に徐々に直立化する。この過程を模式化して示すと Fig. 2のとおりである。

Fig. 2は1971年の観察記録から、ほぼ1月おきの状態を図化したものであり、試料により若干の差は認

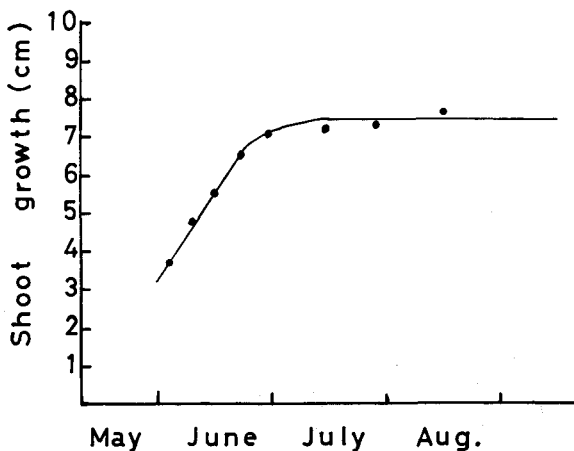


Fig. 1. Shoot growth of tilted seedlings (average values of samples in 1970).

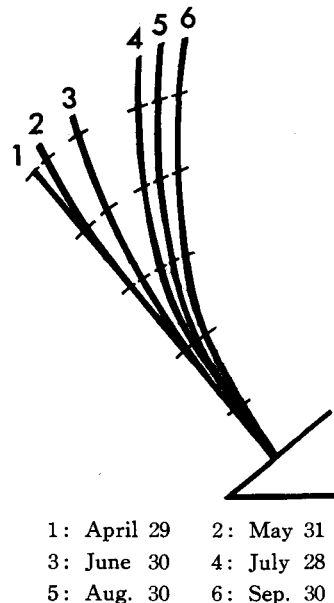


Fig. 2. Model of righting process of seedlings in 1971.

められた。苗木の高さを5等分し、地ぎわからI~V部位と名づけると、(1)5月中旬開葉の時点でV部位から湾曲し初める。(2)6月中旬から7月にかけての直立化が最も大きく、V部位から鉛直となる。(3)湾曲部位が次第に基部の方へさがるため、いったん鉛直となったVおよびIV部位は鉛直線を越し、逆に傾斜するようになる。東はこれをそり返りと称した³⁾。

3.3 各部位の肥大生長曲線

1970年度においては、各時期に採取した試料の各円板の細胞数を、地上高べつに整理し、横軸に採取月日をとってプロットし、そのプロット図から、樹幹各部位の肥大生長曲線(細胞数)の平均化を試みた。この方法は個体間による生長の差を平均化するために、かなり大胆な

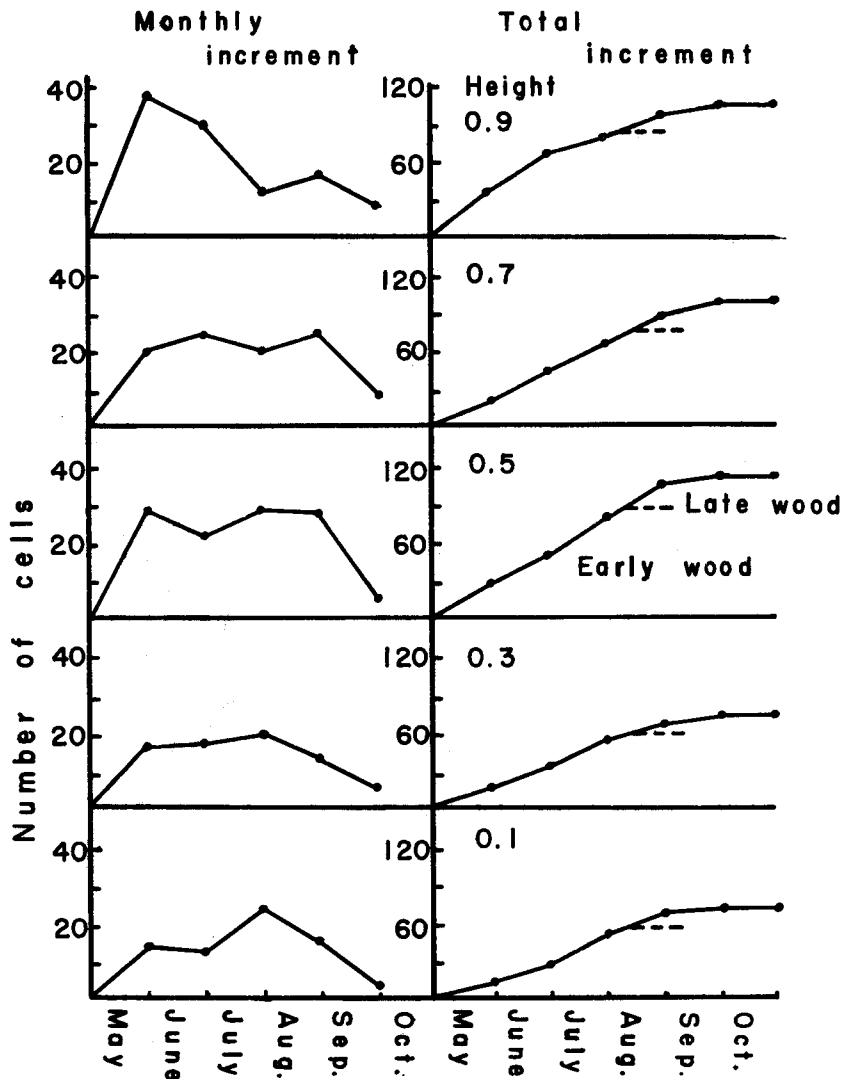


Fig. 3. Cambial growth of normal seedling (pinning sample cut down on Oct. 21, 1971).

推測を必要とした。1971年度は、1月ごとのピン打ちによる傷害樹脂道の形成のため、各個体に記録され、個体べつの生長曲線が容易に作成された。結果的には、前年の成果を確認または修正したことになった。以下本論文では、主に1971年度の実験の結果について述べてみる。

Fig. 3に、10月21日採取の正常材(対照木)の肥大生長経過を、地上高比率(相対高さ)0.1, 0.3, 0.5, 0.7, 0.9の5個所で図示してみた。Fig. 3の左の図は、各月における分裂細胞数、右の図は累計の分裂細胞数を示す。Fig. 3から次のことが認められる。

1) 月別の分裂細胞数で、高さ0.9にみられるような傾向すなわち5~6月の分裂数が最大で、7, 8月に順次少なくなることは、いわゆる通常みられる肥大生長曲線である。成木の肥大生長でみられるこのような一般的な生長曲線は、この苗木では高さ0.9の位置にしかみられなかった。高さ0.7と0.5では、5~8月の各月の分裂数はほぼ等しく、累計肥大生長曲線も8月末まではほぼ直線として示された。また高さの低い位置0.3と0.1では5, 6月よりもむしろ7月の分裂数の方が多くみられた。

2) 高さ0.5以上では最終分裂数は100~110個を示したのに対し、高さ0.1~0.3は70~75と少ない分裂細胞数を示した。

以上の事からは苗木時代の肥大生長の特徴をよく表わしているものと解釈される。肥大生長経過の異常なものを考察する場合、樹齢または地上高の部位による配慮が必要となることをよく示している。幼齡樹において7~8月の生長量が比較的大きいことは、いわゆる未成熟材の材質特性を考えるうえに重要であり、今後の検討が必要であろう。

Fig. 4に1971年9月30日採取の傾斜苗木の同様の肥大生長曲線を示した。実線は傾斜の下側、点線は上側の部位を示す。

Fig. 4は1個体の肥大生長記録を示したものであるが、9月以前に採取した個体の生長曲線また前年の1970年に作成した平均的な生長曲線を参照しながら、各部位の局所的な肥大生長の特徴について述べてみる。なお各部位の材構成の詳細については後述する。

1) 梢端近くの高さ0.9では、5月の分裂数は下側の方が上側より約1.4倍多く、圧縮あて材を形成した。しかし6月以降は逆に上側の分裂数が下側より多く、6月では1.3倍、7月では1.5倍、8月では1.8倍、9月では4倍と月を追うごとに差が大きくなっている。これは5月末でいったん鉛直になった軸が、6月以降これより低いところでの直立化の動きのため、鉛直線をこして逆に傾斜するようになり、これを再びもどそうとするための生長であり、6, 7月はあて材を形成している。すなわち幹の上下側の逆転現象であり、このそり返り現象はいずれの試料にもみられるものである。ただ試料により、6月いっぱいまでは下側の分裂数が上側より多く、7月で逆転する傾向の方が多く認められた。

2) 高さ0.7では、5~6月の分裂数は下側部の方が上側より多く、5月では典型的な圧縮あて材、6月でやや軽度のあて材を形成した(後述)。7月の分裂数は逆に上側の方が多く、あて材が形成された。しかし8月以降は上下側で分裂数にそう大きな差は認められなかった。こ

の上側での7月の分裂数が多いこととあて材の形成は、高さ0.9に引き続いて起ったそり返りによるものである。また8月以後のほぼ正常材に近い動きは、これより低いところでの直立化の影響を高さ0.9ほど直接的に受けなかったこと、すなわち幹のふれが少ないことによるのであろう。この高さでの上下側の逆転期日は、試料間で違いがみられ、6月で早くもみられるもの、また9月になって初めてみられるものなどが認められた。いずれにしてもこのそり返り現象は、Fig. 2からも認められるように肉眼的にはそう顕著な現象ではない。それにもかかわらず、かなり鋭敏に生長が逆転し、圧縮あて材があらわれることは、反動の刺激がかなり強いこ

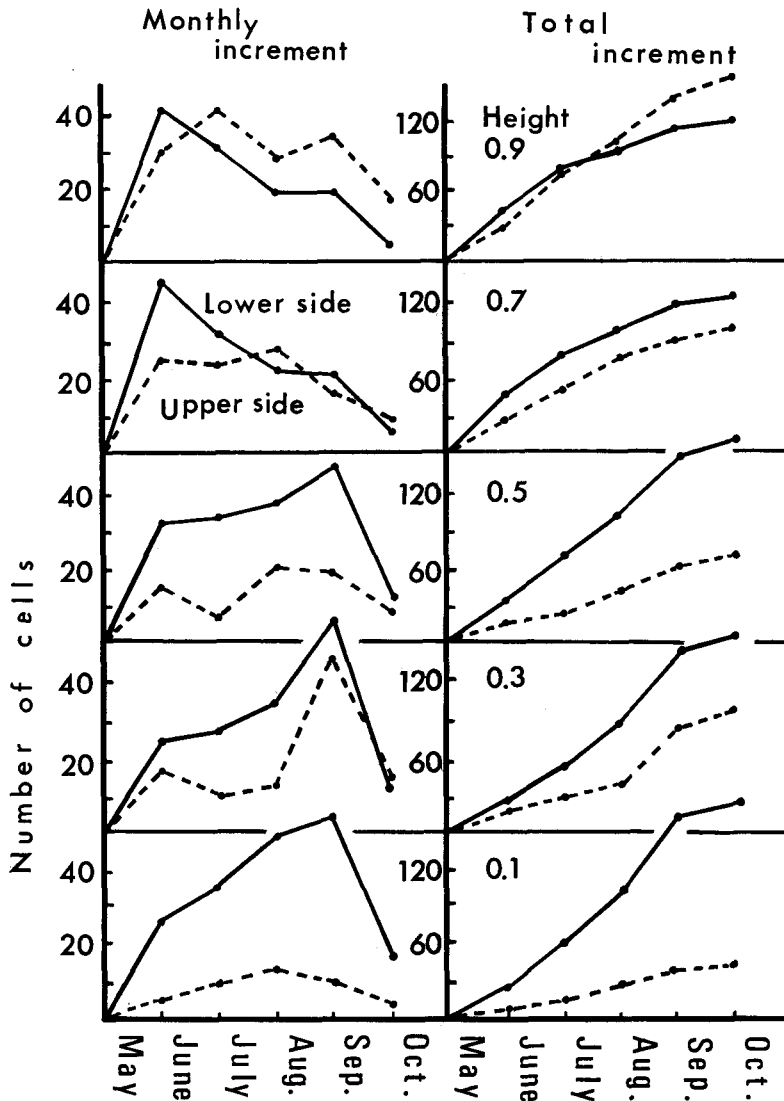


Fig. 4. Cambial growth of tilted seedling (pinning sample cut down on Sep. 30, 1971).

とを物語っていて興味深い。

3) 高さ0.5から低いところでは、全期間を通して分裂数は、下側の方が上側より多い。すなわち下側は圧縮あて材を形成し、直立化に関与している。上下側の生長の差は、低いところほど大きい。特に上側の生長が、地ぎわで著しく小さくなるのが特徴である。ただこの試料で高さ0.3の8月の分裂数が異常に多く示されたことは他の試料の結果からみても異常なことであり、他の原因による傷害樹脂道の生成か、あるいは樹脂道列の算定に根本的な誤りがあるのか判然としない。0.5より低いところでの下側における生長のピークは、いずれも8月にあり、5月の分裂数との差は地上高の低いところほど大きい。直立化が梢端から地ぎわの方へ移っていく過程において、季節と分裂数の問題は、もはや関係がなくなり、もっぱら生長物質の局所的なバランスに支配されるものであろう。

以上、主に1971年の9月末採取の試料について説明した。かかげた結果は、兩年度の実験において定期的に試料を採取してみた多くの結果と大差ない。ただ試料が幼苗であり、その形質上や素質上での問題が反映している結果もなかみられている。その意味でも、Fig. 4にみられる若干のこぼこを修正してみた方が一般的であろう。細胞数による生長でなく、距離(生長幅)で表わした肥大生長曲線もえがいたが、本文では省略する。

3.4 各部位の細胞構成

前述の肥大生長曲線の説明において、圧縮あて材の形成部位およびその時期についてもふれたが、いま樹体各部位の生長経過と生産された細胞が、圧縮あて材であるか通常の材部であるかを樹幹析解の方式にしたがって書き入れてみた。Fig. 5のとおりである。

Fig. 5はFig. 4の試料と同じものであり、横軸は累積生産細胞数で、縦の実線は月ごとの

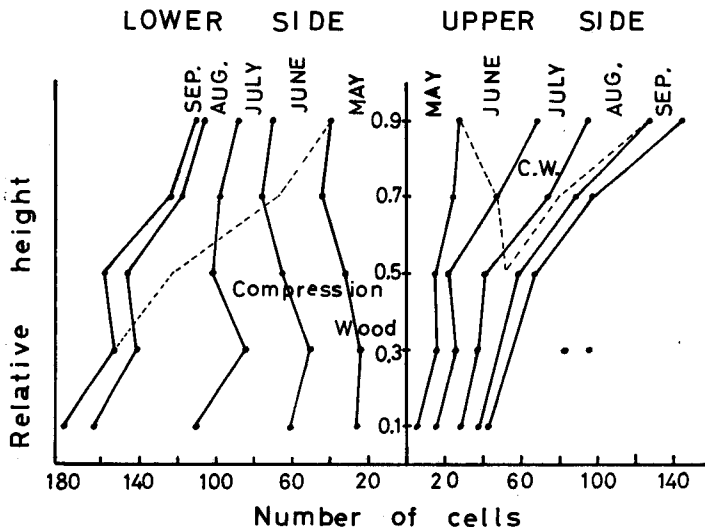


Fig. 5. Diagram of local increment and distribution of compression wood (the same sample as Fig. 4).

生産細胞数を結んだものである。ただし地上高0.3の上側の8月の細胞数に疑問があるため(前述), そのところは高さ0.1と0.5の結果を結んでいる。図中の点線は圧縮あて材と通常の細胞との境界である。

圧縮あて材細胞と通常の細胞との境界を, 木口面で分離判定することは, あて材細胞への移行状態が含まれるため, 典型的な圧縮あて材細胞を除きかなりむずかしい。Fig.5の試料は, SEMで細胞内壁の観察を行なっているため(後述), かなり正確に判定できたものである。

Fig.5には春夏材の別は書入っていない。Fig.3に示した対照木では, どの地上高でも8月上~中旬に形成した細胞から夏材が認められた。7月に形成した細胞ではみられていない(MORKの定義による)。島地はモミの成木で夏材の形成は7月中旬と報告している⁷⁾。これに対し傾斜した苗木における夏材の形成時期は試料により, また部位によりかなりの変動が認められた。下側の地上高の高いところでは, 1生長期であて材, 春材, 夏材の順に形成されたが, この場合には対照木と同様8月に形成したものに夏材がみられた。しかし上側においては, 6月中旬から早くも夏材細胞が認められてくるものから, 8月になって初めて表われてくるものまで幅広く認められた。これは1970年度の実験において内腔径, 膜厚の連続測定結果から, MORKの判定により認められたものである。夏材細胞が早期に認められる傾向は, 特に地上高の低い位置で多くみられた。これらの部位は, 肥大生長量の著しく小さいところであり, 栄養物質の極端な不足によってもたらされたものと考えられよう。

各々の試料の結果から, 春夏材, あて材の3者で各地上高の1生長期における細胞構成順位をまとめると次のとおりである。[上側] 地上高0.9~0.7; 春材→あて材→夏材, (ただし0.7の1部; 春材→夏材→あて材), 0.5~0.1; 春材→夏材, [下側] 0.9~0.7; あて材→春材→夏材, 0.5~0.1 あて材 (ただし0.5の1部; あて材→夏材)。

3.5 形成された細胞の観察

前項までに, 傾斜した苗木の直立化に伴う各部位の肥大生長の違い, および形成される圧縮あて材のでかたについて明らかにした。このことから樹木の屈地性現象として, 垂直化にかかわる圧縮あて材の役割りが現象的に示されてきた。すなわち季節の移り変わり, また直立化の進行にしたがって, ある部位の刺激の程度は変化していくことは明らかである。しかしその刺激の程度は, 単に肥大生長量の差異として示されるのか, または形成された細胞とくに圧縮あて材細胞の質の差として示されるのか, まだよくわかっていない⁴⁾。もし形成された細胞の詳細な観察から形成層に対する刺激およびその受け入れ機構が推定できるようになれば, あて材形成の研究にとって一つの前進であろう。

その一つの試みとして Figs 4, 5に肥大生長および細胞構成を示した試料について, 形成された細胞の内壁を連続的にSEMで観察してみた。3,000倍で観察したが, 各月における代表的な仮道管内壁を, 地上高で整理してみた。Photos 4~10のとおりである。ただし上側で高さ0.5より低いところは, 通常細胞のみであるので省略した。

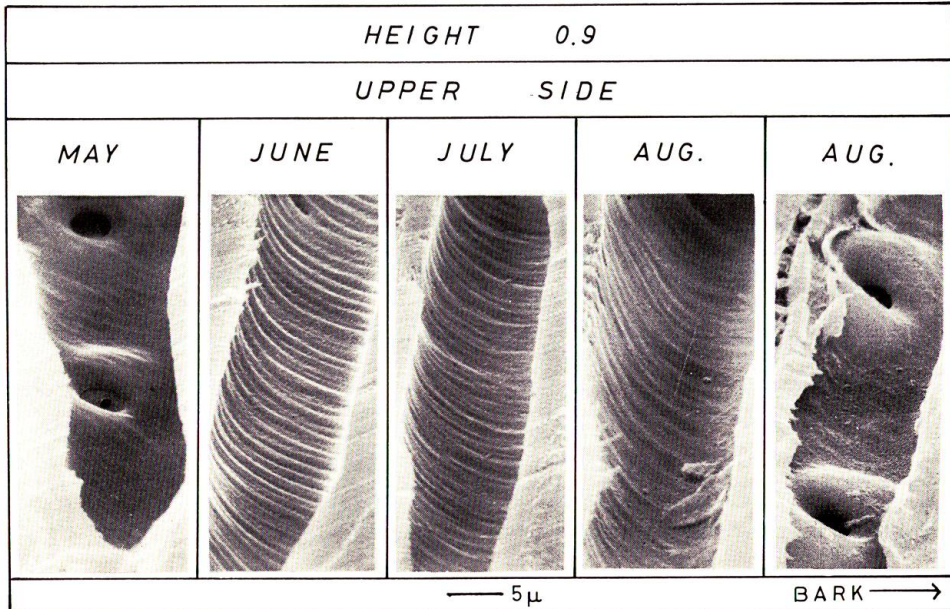


Photo 4.

Photos 4~10. Radial planes of tracheids formed in tilted seedling during the whole growing season in each height (Scanning Electron Microscope $\times 3,000$, the same sample as Figs 4, 5).

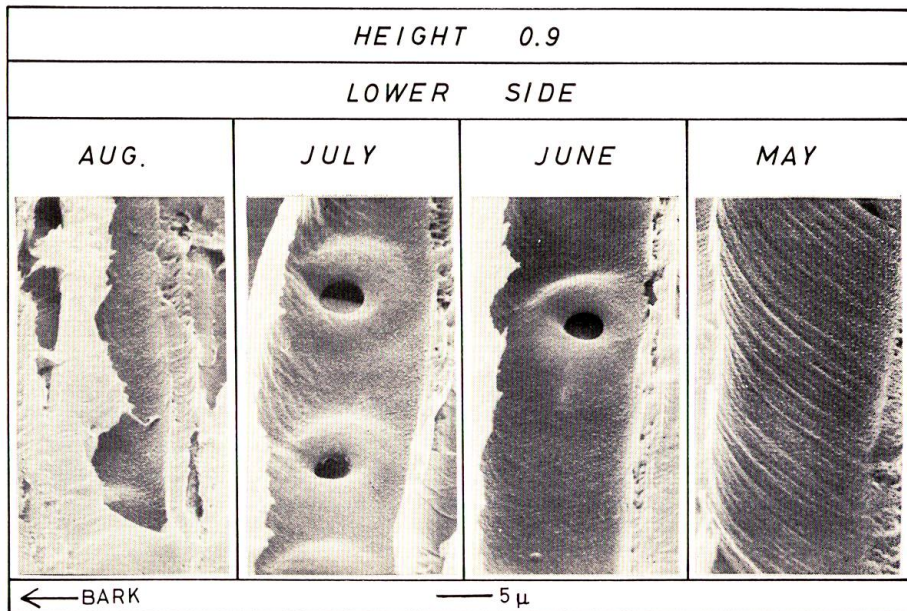


Photo 5.

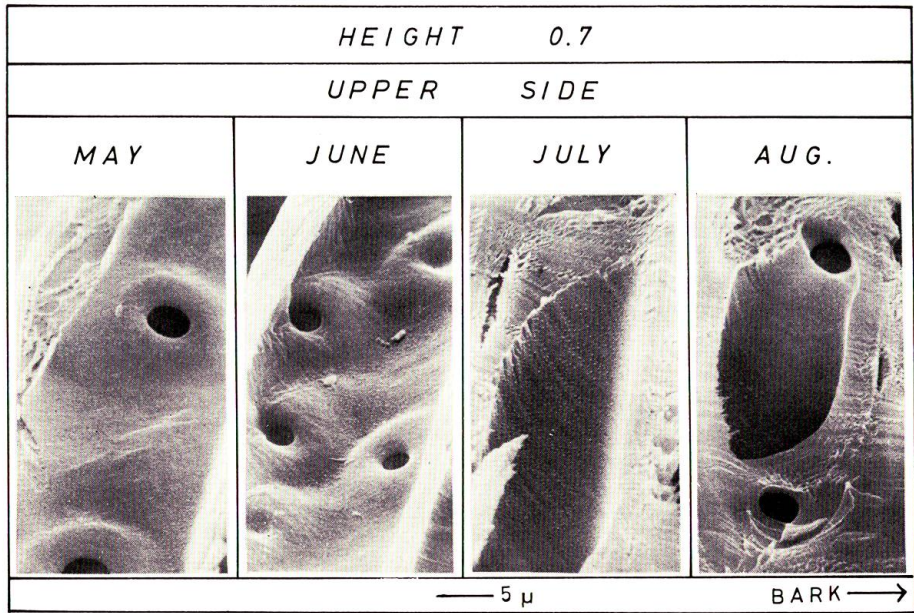


Photo 6.

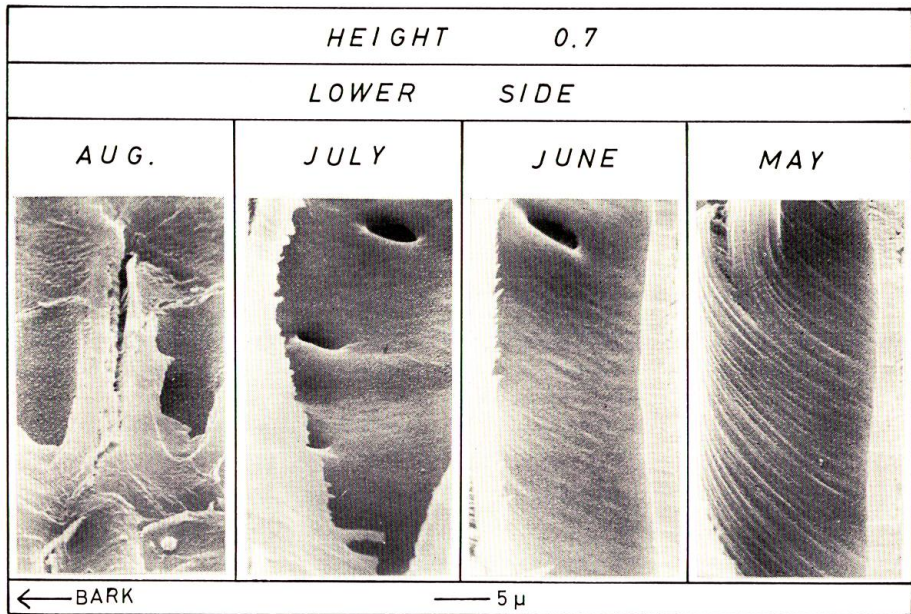


Photo 7.

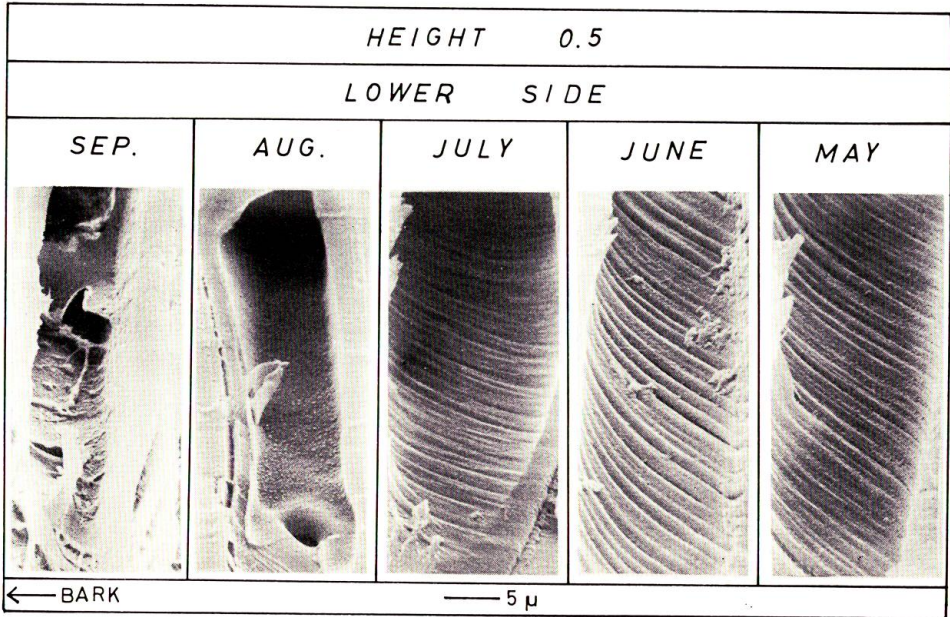


Photo 8.

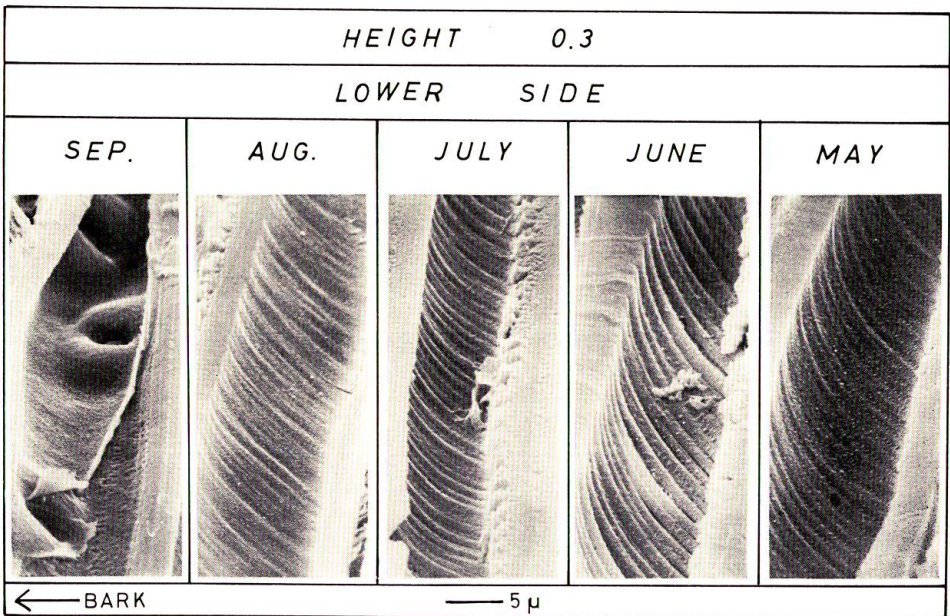


Photo 9.

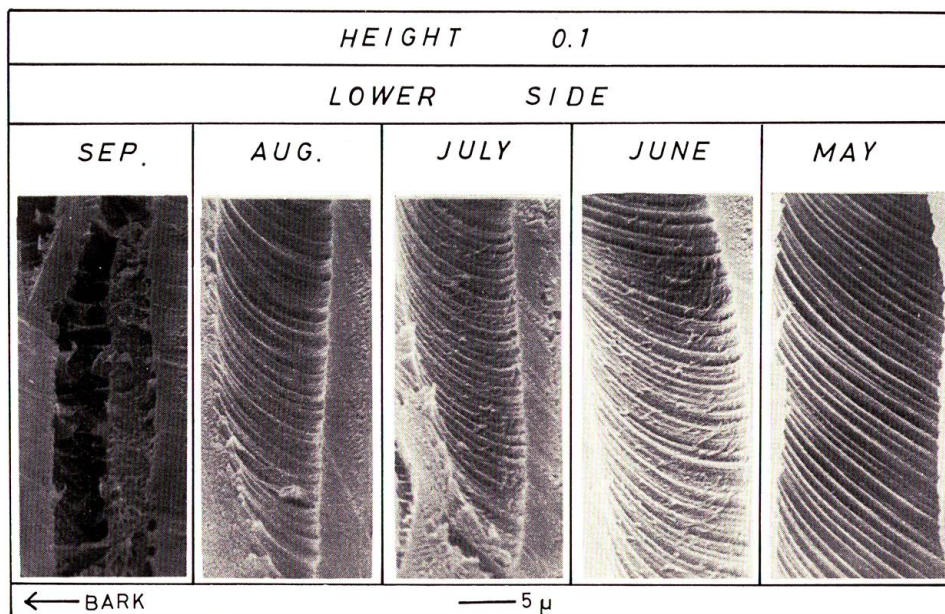


Photo 10.

この試料の圧縮あて材のでかたについては Fig. 5 に示したとおりであり、通常細胞から圧縮あて材細胞へ、また逆に圧縮あて材細胞から通常細胞へ移行していく過程は、圧縮あて材仮道管の特徴である内表面のらせん割れを観察することによりある程度達せられる。このらせん割れの強弱の程度が、あて材の質の程度を表現するものにならないかと考えてみた。らせん割れの程度を数値的に表現するには、らせんの角度、みぞの深さ、また出現頻度（単位長さ当りのみぞの数）などが考えられよう。残念ながらこの写真は、らせん割れの数値的表現を目的にして準備されたものでなく、これから数値化するわけにはいかない。SEM の試料台の傾斜、細胞軸の表面に対する角度など、測定法や試料の調整段階から吟味したものでなければならぬ。したがってその数値的表現については今後の研究⁸⁾にゆずることとし、本論文では肉眼的観察だけにとどめる。

高さ 0.9 の下側の 5 月に形成される圧縮あて材は、らせん割れからみると軽度のものであり、みぞは浅くなめらかであり、以後すぐ通常細胞に移行する。上側は 6~8 月に圧縮あて材のらせん割れがみられるが、そのみぞの深さはだんだん浅くなっている。8 月で 2 枚の写真あげているのは、みぞの消えていく過程を示したものである。すなわちそり返りにより反対側に生じたあて材も徐々に軽減し、消えていくことを示している。

高さ 0.7 の下側の 5 月から 6 月にかけて、らせん割れは消えていくのがみられる。7 月の写真は消える直前のものと考えられよう。上側ではそり返りの影響が 7 月形成のものにみられるが、らせん割れは非常に軽度である。

高さ 0.5 の下側のあて材細胞は、らせん割れのみぞの深さからみると、5~6 月は非常に深

く、7月では浅く、8月で消えている。このことは直立化の経過をよく示しているようにも思われる。しかし一方前述の肥大生長量は5~6月より7~8月の方が多く、また Fig. 2 の直立化モデルからみても、まだあて材細胞の生産が続いているのではないかとと思われるところである。このように肥大生長速度から想像されるものと、細胞形態からみたものと一致しないことは、これが夏材形成期にかかっているためにあて材の特徴を示さないのか、あるいはあて材細胞形成には、すでにその刺激が弱くなっているためによるのか不明である(後述)。

高さ0.3の下側における圧縮あて材細胞のらせん割れのみぞは、6月が最大で、7、8月と順次浅くなり、9月ではみられない。一方高さ0.1の圧縮あて材細胞のらせん割れのみぞは9月までみられるが、8月以降浅くなっている。この両者の地上高は、いずれも5、6月より7、8月の方が月べつの細胞分裂数は多く、しかも8月の生産量は最大である。このことから、夏材細胞生産相当の時期または伸長生長のとまる時期以後の直立化は、もっぱら夏材細胞の生産数量によってのみ機能し、らせん割れのみられる圧縮あて材細胞形態の特徴は失なわれるとも考えられよう。この場合、細胞の形態的特徴からみてこのような夏材は圧縮あて材ではないと断定できるものであろうか。あて材の形成にはオーキシンの豊富なことが条件になり、夏材の形成は逆にオーキシンの不足が条件の一つになるといわれている。したがって夏材形成期の圧縮あて材の形成はそのときのオーキシンの量の多少により左右され、たとえば非常に多いときはあて材細胞となり、普通あるいは若干多いただけなら夏材の細胞分裂数を増加させるだけにとどまるというようなことも考えられる。これは単なる推測であるが興味あるところであり、今後の検討が必要であらう。

春材生産相当期の場合、らせん割れの傾斜角度の問題は今後にゆずるとしても、みぞの深さは、圧縮あて材の程度を表わすとみてもさしつかえないようである。すなわち変形S2層の厚さを示すものであろう。

SCURFIELD は *Pinus radiata* について、細胞内壁のイボ状突起は、あて材の程度がひどくなると数が少なくなり、またみぞの内部にのみ限定されるようになると報告している⁹⁾。トドマツもイボ状突起がみられ、かつ夏材の年輪界では数が少なく、径が大きくなる樹種であるが¹⁰⁾、上述の事実は確認できなかった。しかしながらこれはイボ状突起に対し特に注意した観察ならびに写真からの集約ではない。大谷の観察によると、トドマツの通常細胞のイボ状突起の形態は円錐状で先がとがっているのに対し、あて材では先がまるいようにみられるようである¹¹⁾。

その他あて材細胞の程度を示すものとして考えられるものに、細胞化学的な木化度があげられよう。圧縮あて材細胞のリグニンの質に関しては、たとえば諸星他の化学的研究¹²⁾があり、それとあわせてリグニンの量的な問題とくに細胞膜内および細胞間の変動の追求は今後のことであり、紫外線顕微鏡の活用など特に期待される。

なお1970年度の実験においては、内腔径 L と膜厚 M を測定し、その連続変動をみた。

その変動図については本論文では省略する。ただ内容としてあて材細胞の場合、その分裂速度と細胞の寸法または L/M との関係は認められなかった。また一般に高さが低いところのあて材細胞は L/M が小さい (内腔径狭く膜厚が大きい)。これに対し高いところ (0.5 以上) のあて材細胞は L/M が大であった (内腔径広く膜厚も若干小さい)。このことはあて材細胞の質の差を示すとも考えられるが、個体差も認められ、結局 L/M をあて材細胞の質の指標とすることはできないようにみうけられた。

3.6 2次膜形成期の細胞

1970 年度の実験において 1 生長季節で数多くの試料を採取したが、参考までに形成層帯およびそれに続く 1 次膜のみの細胞を除き、2 次膜の形成し初めた細胞 (直交ニコル下での観察) から原形質の消失するまでの細胞数を測定した。これを 2 次膜形成期の細胞数とみなした。その数値を示すと Fig. 6 のとおりである。

Fig. 6 に示された数値は、同一個体の連続的な経過でなく個体が違うものであるから、直線でつなぐのは妥当でないかもしれない。しかしおおよその検討をつけることは可能であろう。原形質の消失した細胞を肥厚生長の完了した成熟細胞と考えると、2 次膜形成中の細胞数は一応成熟過程の長さともみることができよう。ただし木化に関しては除外される。前述の各月別の分裂細胞数すなわち分裂速度と関連づけて考えると、成熟過程の時間的な長さも類推できる。

Fig. 6 から認められるように、通常細胞の形成部位について、夏材形成期間 (8 月) の成熟中の細胞数は、春材と同様かむしろ多い (上側の 0.3~0.7)。分裂速度の低下していることおよび 9 月以降でもみられることから考えると、夏材形成の 2 次膜形成期間は春材よりもかなり長いことが確かめられる。

あて材に関しては、下側で地上高の低くなるほど、成熟中の細胞数

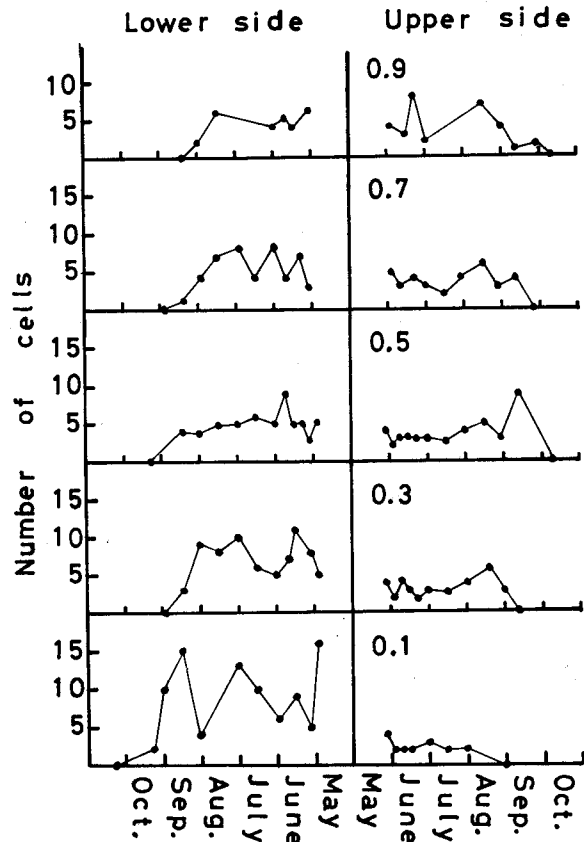


Fig. 6. Seasonal variation of number of cells during the process of secondary wall formation (defined the distance from the start of its formation to the lost of protoplasm).

は多い。あて材細胞の分裂速度の大きさに比例するものとみることができる。また高さ0.1の下側にみられるように、かなりおそい時期まで2次膜形成期の細胞がみられることは、秋期における成熟時間の長さも示唆している。ただこの点の検討に関しては、よりよい手法の確立が必要であろう。

2次膜形成中の原形質をもつ細胞がまったく認められなくなった時期を、Fig.6では細胞数ゼロとして結んでみた。この時期は各部位においてかなりまちまちな数値を示した。分裂が終了しても細胞の成熟期間が残ること、またその成熟期間は部位によって違う。しかしながら一応この数値から各部位の分裂の終期をみることができよう。すなわち高さ0.1の上側では8月中下旬で分裂が最も早く終り、0.1の下側では逆に最もおそく10月上旬まで分裂はみられるようである。この部位による分裂の終期の違いは、傾斜苗木における生長物質のかたよりを一面よく示している。

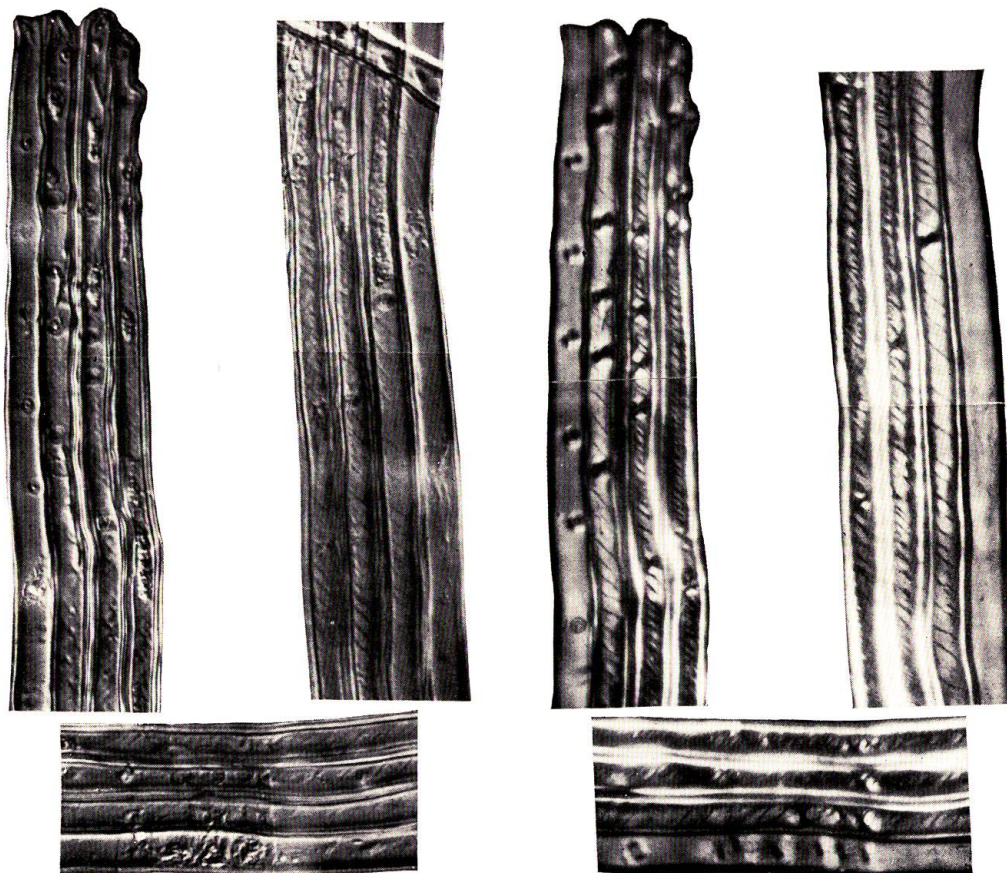


Photo 11. Isolated tracheids during the process of secondary wall formation in compression wood (differential interference contrast, Nikon).

Photo 12. Same specimen as Photo 11 (polarized-light).

Photo 11, 12 に 2 次膜形成中のあて材仮道管を単離して顕微鏡で観察したものを示した。Photo 11 はニコンの微分干渉装置でみたもの、Photo 12 は同じものを偏光装置でみたものである。Photo 12 の直交ニコル下での膜の光りかたから、4 列のうち外側の仮道管が形成層側で、2 次膜形成の初期とみられる。内側の細胞は 2 次膜がかなり厚くなり、膜形成後期の細胞であろう。

これらの写真から、圧縮あて材仮道管のらせん割れの出現のしかたがよく認められる。外側から 2 番目の細胞において、らせん割れがみえ初めているが、その間隔はかなりあらい。2 次膜が形成されていくにしたがい（内方の細胞）、らせん割れの間隔は狭くなり、あたかもらせん割れの中に新しく割れが入っていくように認められる。これは圧縮あて材の変形 S2 層の形成において、らせん割れのでかたは、かなり後生的であることを示したものであろうと考えられる。

微分干渉装置を用いたのは、処理過程における乾燥での人工的産物を排除したかったためであり、また原形質内部の状態を観察したかったためである。しかし 1 次膜のみの細胞では単離処理の際、原形質が細胞外へ流失し易く、原形質を観察する目的は達せられなかった。しかしながら残存した細胞核その他の小粒子は立体的に観察され、また無染色、グリセリン封入の試料を美しいカラーコントラストとして示された。細胞内容物がよく保存されているならば、このような形成過程の細胞の観察にかなり有力な手法になると考えられる。

4. 結 論

1954 年の台風で傾斜し、現在まで傾斜したままで生存しているトドマツを伐採調査する機会を得た⁸⁾。当時の先端からある程度下部までの幹は直立化していた。またその直立化した部分は、本報告で示したように、そり返りの現象により反対側に圧縮あて材を形成していることが認められ、その部分の地上高はかなり複雑な幹の曲りを示していた。それより低いところではもはや直立化せず、傾斜したままであるが、当時の幹の太さから直立化は不可能であったのであろう。この傾斜の下側は当然強度のあて材を形成しているが、ただこのあて材は、その色調からみて年々その量が少なくなることがみられるようである⁸⁾。

このことは本論文の傾斜苗木における 1 生長期間の材形成の結果から推測されるものをほぼ裏づけていると思われる。

傾斜した針葉樹の幹中では、傾斜による重力の刺激、刺激の受け入れと生長物質の幹内の再配分、形成層の活性化、圧縮あて材の分化と幹の直立化への役割や機能、その機能の達成と圧縮あて材の消失などが、一連のこととして生理的になされている¹⁾。

本論文の結果はこれらのことについて、それぞれ満足な結論をひきだすには十分でない。しかしながら、傾斜樹木における圧縮あて材の生理を、総括的に示し得たと考える。

圧縮あて材の機能をよく確かめ得る手段として、刺激の量と作られる細胞の微細構造との

関連性を考えてみる必要がある。本論文ではその一端として SEM 写真でらせん割れの程度について示したが、解析を行なうまでに至らなかった。さらに組織学分野からこのらせん割れの解析が必要であろう。また細胞化学的面からリグニンの UV 吸収度、細胞学から形成層帯および分化期の細胞質の追求が必要である。本研究で解明した試料から上記の事がらが全樹幹的になされ得るならば、あて材形成の研究に対して大きく貢献するものと考えられる。

5. 摘 要

トドマツ苗木を生長季節のまえに約 30 度傾斜させ (Photo 1), つづく 1 生長期間中における自然的な直立化現象、苗木の各部位における材形成経過および細胞構造について観察した。

1) 傾斜苗木の伸長生長は 7 月上旬で停止した (Fig. 1)。

2) 苗木の直立化は樹梢部からはじまり、湾曲部位は徐々に基部の方へさがってくる。そのためすでに直立化した上部は、鉛直線を越え、逆にわずかに傾斜するようになる (Fig. 2)。

3) 苗木の各部位の肥大生長経過をみるため、樹体各部位の形成層に虫ピンを 1 月おきに、軽く打ち込んだ (Photo 2)。この刺激のため木部に傷害樹脂道が 1 月間隔で形成されることにより、デイト・マークを行なった (Photo 3)。

4) 正常苗木 (対照試料) の肥大生長曲線は、Fig. 3 に示された。苗木の場合、部位によって春季に必ずしも最大の生長を示さなかった。幼令期の生長特性といえるのかもしれない。

5) 傾斜苗木の一つの試料について、直立化に伴う各部位の肥大生長曲線を示したものは Fig. 4, また生長過程と関連させて圧縮あて材の形成位置を示したものは Fig. 5 である。傾斜木に対する刺激と生長物質の配分、圧縮あて材の機能や役割の経過がよく認められると思う。

6) Fig. 4, 5 に示したものと同一の試料で、形成された仮道管の内壁を SEM で観察した。各位置で連続的に示したのが Photos 4~10 である。圧縮あて材仮道管のらせん割れの数値化は果せなかったが、みぞの深さからあて材の強弱の推移をうかがうことができよう。

7) 傾斜苗木における 2 次膜形成期の細胞数 (2 次膜がみえ初めてから原形質の消失するまで) の季節的変異を Fig. 6 に示した。成熟中の細胞は、春材よりも夏材の方が、また通常細胞よりあて材細胞の方が多く認められる。この図から分裂の終期が各部位で違うこともうかがえる。

8) 2 次膜形成期のあて材仮道管を単離して微分干渉装置および偏光装置で観察した。Photo 11 と 12 である。原形質の状態について観察するという初期の目的は果せなかったが、らせん割れのできかたについての示唆が与えられた。

文 献

- 1) A. H. WESTING: Formation and Function of Compression Wood in Gymnosperms. I., *The Botanical Rev.*, **31**, 381-480 (1965), II., *Ibid*, **34**, 51-78 (1968).
- 2) R. W. KENNEDY and J. L. FARRAR: Tracheid Development in tilted Seedlings. In: W.

- A. CÔTÉ, Jr. (ed.) Cellular Ultrastructure of Woody Plants. Syracuse Univ. Press. 419-53 (1965).
- 3) 東 三郎・酒井一裕： 地表面の傾動とアテ材の関係。日本木材学会北海道支部講演集 2, 27-30 (1970).
 - 4) 東 三郎・藤原晃一郎・新谷 融・村井延雄： 樹木年代学からみた地すべり地の推移。北大農演報, 28 (2), 340-420 (1971).
 - 5) 深沢和三・笹谷宜志・夏目信明： 地すべり地におけるトドマツアテ材の形成と性状。日本木材学会北海道支部講演集, 2, 31-34 (1970).
 - 6) 笹谷宜志・成瀬 均： トドマツ材の抽出成分。日本木材学会北海道支部講演集, 3, 39-42 (1971).
 - 7) K. SHIMAJI and Y. NAGATSUKA: Pursuit of the Time Sequence of Annual Ring Formation in Japanese Fir (*Abies firma* SIEB. et ZUCC.). J. Jap. Wood Res. Soc. 17, 122 (1971).
 - 8) 北海道大学木材理学教室： 1972年度卒業論文資料。
 - 9) G. SCURFIELD. and S. SILVA: The Structure of Reaction Wood as indicated by Scanning Electron Microscopy. Aust. J. Bot., 17, 391-402 (1969).
 - 10) J. OHTANI and S. FUJIKAWA: Study of Warty Layer by the Scanning Electron Microscopy. I. The Variation of Warts on the Tracheid Wall within an Annual Ring of Coniferous Woods. J. Jap. Wood Res. Soc. 17, 89 (1971).
 - 11) 大谷 諄： 未発表資料。
 - 12) 諸星紀幸・榊原 彰： アテ材リグニンの化学構造について (I), (II). 木材誌, 17, 393-404 (1971).

Summary

Arrangements of samples and righting

In early spring, wooden boxes which were planted with *Abies sachalinensis*, 4 to 5 years old, were tilted about 30 degrees by lifting on the one side. As a natural outcome, the seedling righted itself slowly at different stages during the whole growing season. We took note of the righting process, local growth and xylem development of the tilted seedling (Photos 1, 2).

Date marks in xylem

Pinning method was used in this experiment. Pinnings into the cambium every month were the cause of producing traumatic resin canals within the xylem. Number of cells between two tangential rows of traumatic resin canals were taken for monthly cambial increment (Photos 2, 3).

Shoot growth in tilted seedlings

Duration of shoot growth are a period of the days from mid-May to early in July, as shown in Fig. 1.

Righting process of stem

From the model of righting process in Fig. 2, it is pointed out that recovery of stem initiated in the top proceeds slowly to portion of the base in trees. Therefore, reverse inclination over the vertical line was given near the top in the mid-season.

Cambial growth of normal seedlings

As is evident from Fig. 3, rate of cambial growth was different for different height, and maximum growth was not limited to early season. Strong growth in mid- and late growing season which is the same as that in early season might be the characteristics of the young age of tree.

Cambial growth of tilted seedlings

In the case of tilted seedlings, gravitational stimulation varies from time to time with righting processes. Therefore, cambial activity varies too with the lateral redistribution of growth substances. Local or seasonal growth promotion and inhibition in tilted seedlings are clearly shown in Fig. 4.

Formation of compression wood within tree

Compression wood forms on the lower side of inclined stem until the deviation is corrected, and this response mechanism is very delicate in its reactions. From the diagram, shown in Fig. 5, which indicate local increment and distribution of compression wood during the whole growing season, it was pointed out that growth promotion and formation of compression wood become shifted from the lower to upper side near the top and this reaction is sensitive in comparison with the angular displacement of the stem from the vertical.

Fine structure of woods by Scanning Electron Microscopy (SEM)

Radial planes of tracheids in the same sample as Figs 4, 5 were observed by SEM through the different stages of growing season in each height (Photos 4-10). Compression-wood tracheids are characterized by helical striations in many species. It comes to take an interest in that intensity of compression wood may or may not effect on angles, intervals and depths of striations. Unhappily, this observation was not designed for measuring of above factors. Depth of grooves, however, might be a representative of intensity of compression wood by the look of photographs. Transitional region between normal and compression wood are clearly recognized from depth of them.

Unmature cells during the process of secondary wall formation

In process of maturation of cambial derivatives, it was defined in this study that the duration of secondary wall thickening was the distance from the start of it's formation to the lost of protoplasm ; from the seasonal variation of this distance (number of cells), shown in Fig. 6, it might be pointed out that number of cells in this stage of late wood or compression wood are more than in case of early wood or normal wood. Tracheids of compression wood that isolated from the above stage of wall thickening, were observed microscopically by differential interference contrast (DIC) and polarized light (Photos 11, 12). In the maturation of one tracheid, it was recognized that helical striations were formed at intervals of wide-space in early stage and then developed into fine-space in later stage.