



Title	カラマツの放射組織の形成経過に関する研究
Author(s)	今川, 一志; IMAGAWA, Hitoshi
Citation	北海道大學農學部 演習林研究報告, 42(1), 133-147
Issue Date	1985-03
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/21131
Type	departmental bulletin paper
File Information	42(1)_P133-147.pdf



カラマツの放射組織の形成経過に 関する研究*

今 川 一 志**

Study on the Ray Formation in Japanese Larch*

By

Hitoshi IMAGAWA**

目 次

1. はじめに	133
2. 方 法	134
3. 結果と考察	134
3.1 細胞構成	135
3.1.1 休 止 期	135
3.1.2 生 長 期	136
3.2 分化経過	137
3.2.1 放射柔細胞	137
3.2.2 放射仮道管	142
4. 結 論	143
謝 辞	144
文 献	144
Summary	145
写真説明 (Explanation of Photos)	147
写 真 (Photos)	

1. はじめに

樹木の木部において、放射組織の占める割合は少ない。そのため、木部形成に関する研究の多くは、仮道管や道管などの軸方向要素細胞についてなされ、放射組織についてのものは少ない^{5,11)}。一方、心材形成に関しては、放射組織の重要性が認識されているので、心材形成時の放射組織の挙動を研究したものは幾つかある^{1,3,7)}。特に、マツ属中の数樹種の放射柔細胞は、通常の分化・成熟経過とは異なり、心材化の時点で成熟することが示されている^{11,16)}。しかし

* 1984年4月30日受理 Received April 30, 1984.

** 北海道大学農学部木材理学講座

Laboratory of Wood Physics, Fac. of Agriculture, Hokkaido University.

ながら、このような特殊な経過を経るものは多くはなく、大部分のものはそれが新生された生長期間中に成熟すると考えられている。

著者は、これまでにカラマツの木部形成の季節的経過を明らかにして来た^{9,10)}。しかし、それらはいずれも、その木部の過半を占める仮道管についてのものであり、その放射組織については簡単に触れたに過ぎない。カラマツの放射組織はそれが新生された生長期間中に分化・成熟することは知られているが、具体的にその経過が明らかになっているとはいえない。したがって、ここでは、カラマツの放射組織の形成経過を詳細に明らかにすることを目的として研究に着手した。放射組織の形成経過が明らかになれば、その仮道管のそれとともに、木部全体の形成経過をさらに深く理解するのに役立つものと考えられる。さらには、放射組織の細胞の壁構造の解明に対しても有益な示唆を与え得るものと期待される^{4,5,8)}。

なお、本論文は北海道大学審査学位論文の一部である。

2. 方 法

北海道大学構内の実験苗畑に植栽されていた約15年生のカラマツ (*Larix kaempferi*) の胸高部付近から2生長期(1974年4月~10月, 1975年5月~11月)にわたって、定期的に試料を打ち抜いた。打ち抜き後、ただちにFAA液またはグルタルアルデヒド液(2.5%リン酸緩衝液pH7.2)で固定した。固定後、試料を2分割し、一方を顕微鏡用試料としてセロイジンまたはパラフィンで包埋した。もう一方はさらに細分割し、紫外線顕微鏡用試料としてエポン樹脂で包埋した。前者からは、主に柾目切片(10~15 μm 厚)を作り、サフラニンとファストグリーンでの2重染色あるいはトルイジンブルー-Oによるメタクロマジー染色¹³⁾を行なった。紫外線顕微鏡用のエポン包埋試料からはウルトラマイクロトーム(LKB-III型)でグラスナイフを用い、柾目面・板目面切片(0.5 μm 厚)を作製した。その切片は石英製のスライドガラス上に乾燥接着させた後、脱包埋¹⁵⁾、グリセリンで石英製カバーガラスを用いて封入した。紫外線顕微鏡(Carl Zeiss社, MPM-01型)では280 $\text{m}\mu$ の波長で写真撮影し¹⁰⁾、木化の進み方を調べた。

3. 結果と考察

カラマツの放射組織には、単列のものと、その中央部に水平樹脂道を有する紡錘形のものとがある。しかし、多くは単列であり、紡錘形のものはその数も少なく、また、水平樹脂道を有することから、その機能は単列のものとは幾分異なるとも考えられる。このような点から、ここでは単列の放射組織だけを取り扱うことにした。

この単列の放射組織は放射柔細胞からなる水平方向細胞列と放射仮道管からなる水平方向細胞列からなっており、前者は放射組織の中央部に、後者はそれを狭んで上下両端を占める。したがって、この2種類の細胞を新生する形成層の細胞も2種類あるはずである。しかしなが

ら、2つに分けて取り扱うことはきわめてまれであり、両者を一括して放射組織始原細胞として説明されることが多い。放射組織の形成経過を研究する場合には、このように一括してしまっただけではその形成経過を理解するには不都合である。したがって、以下では、いわゆる放射組織始原細胞を2つに分け、放射柔細胞を新生する細胞を形成層放射柔細胞、放射仮道管のそれを形成層放射仮道管と分けて呼ぶことにする。また、形成層放射柔細胞と形成層放射仮道管とによって構成されているものを形成層放射組織とし、両者を特別に区別しない場合には形成層放射組織細胞と呼ぶことにする¹⁴⁾。

以下では、形成層放射組織の細胞構成と、放射柔細胞および放射仮道管の分化・成熟経過との2つに分けて述べることにする。

3.1 細胞構成

3.1.1 休止期

Photo 1 は休止期にみられる典型的な形成層放射組織の柁目面切片である。写真右側の厚壁の細胞は前年度の晩材最終部の成熟した放射組織細胞であり、左側は師部である。成熟した放射組織細胞の形態から、形成層放射組織の各細胞を形成層放射柔細胞と、形成層放射仮道管とに分けることが可能である。すなわち、写真上方にある4つの水平列と下方の2つの水平列中にあるのが形成層放射仮道管である。したがって、その間にある16の水平列中の細胞が形成層放射柔細胞である。なお、師部との境界の判定は容易ではないが、細胞内容物の密度の相違や水平方向の長さの相違などから識別することは可能である。すなわち、細胞内容物が濃密であり、水平方向に短い細胞が形成層放射組織細胞とみなして差し支えないと考えられる。

形成層放射仮道管には、2種類の形状のものがある。1つは形成層放射組織の上下両端にある水平列中に存在しているもので、樹軸方向に長く伸びた直立状の細胞である (Photo 1 の LE)。もう1つは、直立状の細胞からなる水平列と、形成層放射柔細胞からなる水平列とに挟まれた水平列を構成している、ほぼ等形状をした小さな細胞である (Photo 1 の SI)。

形成層放射柔細胞についても形状の相違が見られる。1つは、数多く存在する等形状の細胞であり (Photo 1 の I)、もう1つは水平方向に長い長形状の細胞である (Photo 1 の RE)。この等形状の細胞は各水平列中にはほぼ1個ずつ存在しており、その結果全体的には軸方向に連続している。一方、長形状の細胞は各水平列中に常に見られる訳ではなく、むしろ存在しない水平列の方が多く、どちらかといえば付随的に存在しているように見える。

Photo 1 に見られる状態が、休止期の形成層放射組織の典型例と考えられるが、それとは異なる場合もしばしば認められたので、それらを以下に示す。Photo 2 はそのような1例であり、その細胞高は比較的小さく、Photo 1 のほぼ半分ぐらいのものである。このように、細胞高が小さな場合には、その形成層放射仮道管列は、上下両端にそれぞれ1列づつしか存在しないことが多かった。したがって、そのような場合には等形状の小さな細胞 (Photo 1 の SI) は見られない。また、長形状の形成層放射柔細胞は比較的多く存在しているが、これは細胞

構成の基本的な相違によるものではないと考えられる。詳細は後述するが、長方形のものと同形状のものには本質的な相違はなく、細胞分裂の過程での進行度合の違いが形状の相違として現われていると考えられる。

以上のような通常の形成層放射組織とはまったく異なる細胞構成を示すものも時々観察された。Photo 3 がその例であるが、この形成層放射組織はわずか3つの水平列からなっている。上下両端の2つの水平列は形成層放射仮道管からなり、中央列は形成層放射柔細胞である。また、Photo 4 のように、同様に3つの水平列であっても、そのすべてが形成層放射仮道管からなっている場合もあった。さらには、Photo 5 で示されているように、2つの水平列だけからなっている形成層放射組織も見られた。それを構成しているのはすべて形成層放射仮道管であり、軸方向にかなり長い。よく知られているように、放射組織は軸方向仮道管から誕生すると考えられている。したがって、カラマツの場合には、Photo 5 の形成層放射組織は誕生したばかりのものであり、Photo 4, 3 の段階を経て、Photo 1, 2 のような細胞構成になって行くものと考えられる。

上述して来たように、カラマツの休止期の形成層放射組織は、その上下両端に1列以上の形成層放射仮道管列があり、それらに挟まれて数多くの形成層放射柔細胞列があるのが一般的といえる。形成層放射仮道管にはその水平列の位置により、直立状のものと小さな等形状のものがある。形成層放射柔細胞には等形状のものと長方形のものがあるが、両者の形状の違いは本質的な機能の相違によるものではないと考えられる。また、放射組織が新生される過程を示していると考えられるものも同時に存在している。

3.1.2 生長期

Photo 6 は生長期の形成層放射組織の柁目面切片である。形成層放射仮道管列は上下両端の各1列である。その他の中央部の12列はすべて形成層放射柔細胞からなっている。写真から明らかなように、これらの細胞はその核や細胞質の状態、さらには水平方向の長さなどの点から2つに分けることができる。一方は、写真上の幾分左寄りにあり、軸方向に連なっている細胞で、それらは高密度の核、濃密な細胞質を有し、ほぼ方形である。もう一方は、その周辺にあり、水平方向に長く、核は低密度で幾分長く、細胞質の密度も低い。形成層細胞の厳密な意味での識別は非常に難しいが、軸方向にほぼ連続している細胞が典型的な形成層細胞と見なすことができよう。そのような位置にある形成層放射仮道管が丁度細胞分裂を行なっている(矢印)。また、典型的な形成層放射組織細胞と見なしたこれらの細胞の形態は休止期の場合のものと非常に似ている(Photo 1, 2)。

Photo 7 は3個の形成層放射柔細胞と、最上列の形成層放射仮道管で生じている細胞分裂(有糸核分裂)を示す。写真にも明らかなように、形成層放射柔細胞の分裂はすべて長方形の細胞で行なわれ、等形状のものには見られなかった。したがって、等形状のものは分裂に先立って、水平方向に伸長し、その後分裂すると思われる。その結果、生長期、特に分裂

が盛んに行なわれている時には、長方形の細胞の数は必然的に増加する。長方形の細胞の分裂の場合、その分裂面(隔壁)はその中央部ではなく、常に木部側または師部側のどちらかに偏り、いわゆる不等分裂を行なった。その結果、一方は等方形に、他方は長方形になり、後者は分化段階へ進むものと考えられた。通常、1つの水平列中で細胞分裂を行なっているのは1個の細胞だけの場合が多かったが、まれには同時に2個の細胞で生じていることもあった(Photo 8)。

休止期と生長期の形成層放射柔細胞の細胞構成には共通点がかなり多く見られる。すなわち、いずれも等方形のものと長方形のものがあり、特に等方形のものは軸方向にほぼ連続していた。その上、その核や細胞質はかなり高密度であった。一方、長方形のものは両期とも見られたものの、生長期の方がはるかに数多く存在し、しかも細胞分裂は長方形のものに限られていた。以上の点から見て、形成層放射柔細胞のなかで、等方形のものはいわゆる“イニシャル”と考えられ¹²⁾、木部と師部との境界をなす、本来的な意味での放射組織始原細胞といえよう。一方、長方形のものは、いわゆる“母細胞”と見なすことができ、上述の等方形の細胞が分裂に先立って伸長した結果のものと考えられる。したがって、休止期に見られた長方形の細胞は(Photo 1, 2)、等方形の細胞が分裂過程に入り始めた段階で、休止期になり、有糸核分裂を行ない得なかった状態のものと考えられる。

形成層放射仮道管の場合、その分裂面はその細胞の中央部であることが多かった(Photo 6)。また、その分裂面が軸方向に沿っているのがほとんどであったが、まれには分裂面が水平方向のものもあった(Photo 7の最上列中の細胞)。前者は水平列中の細胞数の増加を、後者は新たな水平列の誕生を結果するものと考えられる。なお、形成層放射仮道管は複数個あり、しかもその形状は形成層放射柔細胞のような明確な相違は見られなかった。そのため、形成層放射柔細胞の場合のように、いわゆるイニシャルや母細胞を識別することはできなかった。

3.2 分化経過

3.2.1 放射柔細胞

不等分裂の結果、新生された長方形の細胞は、水平方向に伸長を始め、分化段階に入ったことを示す(Photo 6)。しかし、その直径の拡大はまったく認められない。したがって、水平方向への伸長だけであり、軸方向仮道管で通常いわれている表面生長(径と長さの増大)にはそのまま該当しない。細胞分裂の後には伸長生長だけが行なわれると考えねばならない。水平方向への伸長が開始されるとともに、その核も著しく変化する。強く染色され、高密度であるように見えた核の染色性は弱くなり、その内容物も疎になる。それと同時に、球形であったものが水平方向に伸び始め、紡錘形状になる。核の機能を考慮すると、その細胞の伸長開始に先立って、核の変質が始まると考えるのが妥当と思われるが、ここではそれ以上の追求は行なわなかった。核の変質と分化の開始との関係は、細胞の分化を理解する上で非常に重要な点であると考えられる。したがって、今後は単に形態的な面だけの研究ではなく、生化学的な面をも

あわせた研究が必要と考えられる。

軸方向仮道管の場合、その伸長はその先端部で行なわれると考えられている⁹⁾。その先端部は鋭角的に尖っており、その上下に隣接している仮道管群中へ割り込んで伸長する。一方、放射柔細胞の末端壁は水平方向に対してほとんど直角であり、極くわずかに傾斜していることがあるに過ぎない。したがって、軸方向仮道管のような割り込みによる伸長は行なわれなかったであろうし、また期待できないと考えられる。また、先端部が尖っていないために、軸方向仮道管の場合のように、放射柔細胞の先端部を特定することは困難である。さらに、放射柔細胞は幾つかの軸方向仮道管に直接接触しており、それらの半径方向への拡大とまったく無関係とは考えにくい。本研究では、放射柔細胞の壁中で伸長している部分を指摘することはできなかったが、以上の点を考慮して、その伸長はその側壁全体で行なわれるものであり¹¹⁾、さらには隣接する軸方向仮道管の半径方向への拡大とも密接な関係を有しながら伸長すると考えておくことにしたい。

通常、軸方向仮道管の分化経過は、表面生長、2次壁形成、木化などの各段階が連続して進行する。その上、単に連続するだけでなく、各分化段階は互いに重なり合って進み、決して中断されることはないと考えられている⁹⁾。しかしながら、カラマツの放射柔細胞の分化経過はそれとは幾分異なるものであるらしい。Photo 9は、生長初期の年輪界付近の放射組織の柁目面切片である。放射柔細胞は水平方向に長くなり、その核も長い。しかしながら、その壁は薄く、2次壁形成による肥厚の徴候は見出せない。さらには、低波長のため、その分解能が通常の光学顕微鏡よりも高い紫外線顕微鏡写真(Photo 14)からも同様に肥厚の兆は認められない。一方、Photo 9で見られるように、そのような放射柔細胞に接している軸方向仮道管の2次壁形成はかなり進行しており、またその木化も開始されている(Photo 15)。

したがって、軸方向仮道管の半径の拡大はかなり前に終了したことは明らかであり、それに直接接している放射柔細胞が伸長生長を継続中であるとは考えにくい。すなわち、これらの放射柔細胞の伸長生長は終了したと見るべきであろう。伸長生長が完了したとするならば、軸方向仮道管の場合のように、ただちに2次壁の形成が開始されて不思議はない。しかしながら、それらの壁には2次壁の沈着を認めることはできない。このような観察結果から、放射柔細胞の伸長生長の終了と2次壁形成の開始との間には時間的な間隔があるのではないかと推定される。すなわち、分化が一時的に停滞するのではないかと考えることが可能である。あるいは、軸方向仮道管の場合のように、各分化段階(ここでは伸長と2次壁形成)は部分的に重なりあっては進行しないだけのことなのだろうか。

マツ属の数樹種の放射柔細胞は、辺材では1次壁のままであり、心材化の頃に初めてその2次壁の形成を始めることが知られている^{1,3,16)}。その場合、その放射柔細胞は伸長生長を完了してから、2次壁の形成開始まで、その分化は非常に長い期間にわたってまったく中断したままである。このようなきわめて長年月にわたった分化の中断に比較すると、カラマツの放射柔細胞

胞の分化の停滞はまったく一時的なものといえよう。しかしながら、そのような長期間にわたって分化が中断することがあるという事実を考えると、ここで見られたような一時的な分化の停滞期の存在の可能性は十分に考え得る。ただし、ここでは前述したように、伸長生長の過程が十分に明らかになったとはいえない。したがって、伸長生長の完了時を確実に指摘することはできなかった。そのため、ここではこの一時的な分化の停滞期の可能性を示唆するだけに止めるべきであろう。

このような分化の一時的な停滞後、放射柔細胞の2次壁形成が開始された。6月下旬に採取した試料中でそのような放射柔細胞が初めて認められた。しかしながら、その試料(すなわち切片)中のすべての放射組織中に、2次壁形成開始の放射柔細胞が見出された訳ではなく、まったく出現していないものも数多くあった。したがって、各放射組織毎に、それを構成する放射柔細胞の分化の進行程度は異なると推定される。軸方向仮道管の場合には、接線方向に隣接するものでこのような分化の進み方の相違はあまり見られない⁹⁾。

また、1個の放射組織だけに限定してみても、2次壁形成を開始した放射柔細胞が出現する放射組織内での位置は不規則であった。Photo 10は、年輪界に接しており、したがって最初に分化を始めたと考えられる放射柔細胞は1次壁のままであり、それよりも遅れて分化を始めたと考えられる形成層側のものが、先に2次壁形成を始めた例である。しかし、Photo 11に見られるように、年輪界に接しているものが最初に2次壁形成を始める例が比較的が多かった。また、Photo 12に見られるように、各水平列毎に見ると、上下両端の放射仮道管列に接している水平列中にある放射柔細胞の2次壁形成の開始は早い傾向にあった。以上のように、幾つかの例外的な場合もあったが、2次壁形成を開始した放射柔細胞は、年輪界側あるいは上下両端の水平列中で早く出現する傾向にあるといえよう。

2次壁の形成を始めた放射柔細胞が初めて出現した後は、そのような細胞の数はしだいに増加して行き、生長期の終り頃には、隣接する軸方向仮道管のそれとほとんど同時に進行しているようになった。しかし、その経過は必ずしも整然としたものではない。Photo 13に見られるように、隣接した水平列でも、2次壁の形成開始は同時的に進行してはいないことが多かった。時には、その放射柔細胞の上下、左右の周囲すべての放射柔細胞で2次壁形成が始まっているにもかかわらず、その細胞だけが1次壁のままであるような例も見られた。

これまで、通常の光学顕微鏡、時には紫外線顕微鏡をもあわせた観察結果に基づいて、その壁が薄いものを1次壁、厚くなったものを2次壁と単純に判断して来た。FUJIKAWAとISHIDA⁹⁾によれば、カラマツの放射柔細胞壁の1次壁は3層、2次壁は2層、さらにその内側の1層からなる。また、その2次壁のS-1、S-2層は両方ともフィブリル傾向は比較的大きく、そのためその柁目面切片を偏光顕微鏡で観察しても複屈折はあまり期待できないようである。しかしながら、本研究では用いた切片が厚いせい、Photo 17に示されているように、2次壁の複屈折は顕著であり、2次壁形成の開始を知るための良好な示標とすることができた。この

複屈折現象に基づいて、放射柔細胞の2次壁形成の開始を確認していった訳であるが、複屈折は細胞壁全体にわたって同時に認められ、局所的な差違は見出せなかった。軸方向仮道管の場合には、2次壁の沈着はその中央部から始まり、先端部へ向って進行する。そのため、2次壁が形成中である場合には、仮道管壁中に局所的な沈着量の差違があると考えられている⁹⁾。しかしながら、上述したように、放射柔細胞でそのような沈着量の相違は検出されなかった(Photo 17, 18)。軸方向仮道管に比べ、放射柔細胞はかなり小さな細胞である。そのため、その2次壁の沈着は細胞壁全体で同時的に進行するように見えるのかもしれない。ただし、本研究での観察は光顕のみによっている。したがって、光顕レベルの観察では検出不可能なわずかの相違であることも考えられ、電顕による詳細な研究で明らかにすべき点であろう。

放射柔細胞の木化は、その2次壁形成にただちに続いて始まるらしく、伸長生長と2次壁形成との場合のような一時的な停滞は見出されなかった。その結果、木化を始めた放射柔細胞が放射組織内で出現して来る経過は、2次壁形成開始のそれとまったく同じであった。その経過をPhoto 14, 15, 16に示す。それぞれ、6月、7月、8月各下旬に採取した試料の板目面切片の紫外線顕微鏡写真であり、写真上の黒い部分が紫外線吸収部であり、リグニンの沈着を示している。また、各写真下のパーセントは、各切片の形成層からの大略の相対距離を意味し、年輪界部を100%として表示してある。なお、写真からも明らかなように、同一の放射組織についての連続写真ではない。

Photo 14は、分化が一時的に停滞していると考えられる時期の放射柔細胞を示す。形成層部(Cam)では、形成層放射組織細胞も軸方向仮道管になるであろう細胞も、いずれも紫外線の吸収はまったく見出されず、各々の壁の輪郭がかりうじて認められるに過ぎない。25%の部位では、放射組織に隣接している軸方向仮道管の2次壁中に木化が進行中であることがわかるが、その吸収はかなり低く、木化の進行の度合はわずかである。放射組織の上下両端にあって、若干の吸収を示しているのが放射仮道管である。一方、中央部にある放射柔細胞壁はまだ薄く、2次壁の形成さえも始まってはいない。このような傾向は、50%、70%の部位でもまったく同じで、放射柔細胞には2次壁形成も木化も進行していない。しかしながら、それらに隣接している軸方向仮道管や放射仮道管の2次壁は厚くなり、吸収もかなり強くなっており、木化が相当に進行していることがわかる。一方、年輪界部(100%)になっても、放射柔細胞壁は薄いままであり、木化はいままでもなく2次壁の形成も始まっていない。その壁の状態は形成層部のものとほとんど同じであるといっても差し支えないくらいである。50%以降の軸方向仮道管の木化の進み方から見ても、放射柔細胞の伸長生長は終了していると考えられよう。しかしながら、その2次壁の形成は開始されていない。それ故、先に述べたように、放射柔細胞の分化には一時的な停滞期があると考えられる。

Photo 15は、一時的な停滞期を脱し、2次壁を形成し始めた放射柔細胞を含む試料である。形成層部は省略してあるが、25%、50%の部位までは、Photo 14とまったく同じ状態で

ある。75%の部位で、2次壁形成を始め、それに引き続いて木化が進行中の放射柔細胞が初めて認められる。前述したように、そのような放射柔細胞の出現位置はかなり不規則であることが良くわかる。2次壁を形成し始め、木化が進行している4個の放射柔細胞の壁は注目に値する。すなわち、その内腔側には紫外線吸収は認められず、その外周部とは明らかに吸収の強さは異なり、2次壁中へのリグニンの沈着量に傾斜があることがわかる。このことから、放射柔細胞の木化も軸方向仮道管の木化と同じ経過を経るものと考えられる¹⁰⁾。なお、75%部位の放射組織中央に紫外線吸収の強い小さな細胞が認められるが、これは放射仮道管である。通常、放射仮道管は放射組織の上下両端にある。したがって、この放射組織は2つの放射組織が接合したものか、あるいは2つに分離・発展して行く途上にあるのかもしれない。Photo 3, 4, 5を放射組織の発達の経過と考えれば、放射仮道管が放射柔細胞に置き替わることも十分に考えられる。したがって、2つの放射組織が結合し、1つになって行く過程にあるとも考えられるが、判然とはしない。100%の部位の放射柔細胞の壁には強い吸収が認められ、その壁中に吸収の傾斜はほとんど見られないので、これらの放射柔細胞の木化は完了し、分化は終了したものと考えられる。

Photo 16は、生長期の末頃の試料であり、40%の部位までを示してある。20%の部位の放射柔細胞の2次壁形成は始まってはず、リグニンによる紫外線吸収も認められない。一方、この放射組織に隣接している軸方向仮道管は明らかに厚壁であり、晩材が形成されていることがわかる²⁾。この厚壁の紫外線吸収はほぼ均一で、吸収の傾斜は見られず、木化はすでに完了してしまったと考えられる。30%と40%の部位では、放射柔細胞の半数以上のものに、2次壁形成と木化の進行が認められるが、その出現状態はかなり不規則である。30%の部位の放射柔細胞と40%の部位のものの2次壁の厚さには明らかに差異がある。すなわち、30%のものの方が薄壁である。したがって、20%から30%へかけて、2次壁は形成途上にあると考えられる。なお、40%以降のものはここでは省略したが、木化の程度からみて、それらの放射柔細胞はすべて成熟してしまったと考えられる。

Photo 18は、柁目面切片の紫外線顕微鏡写真である。2次壁形成を開始し、木化も進行している放射柔細胞が幾つか認められる。そのような細胞の出現状況は、やはり規則的とはいえず、2次壁形成および木化に関しては個々の放射柔細胞の独自性がかなり強いものと推定される。

以上のような経過を経て、放射柔細胞は分化を完了し、成熟する。後程詳しく述べるように、放射仮道管の分化・成熟は、放射柔細胞のそれよりもかなり速く、むしろ軸方向仮道管と同時平行的に進む。したがって、放射柔細胞の分化・成熟が一番遅く、それが完了して初めて、その放射組織は成熟したといえよう。ただし、放射柔細胞の成熟状態は、放射仮道管や軸方向仮道管の場合とは明らかに異なる。すなわち、後者は成熟時には、その細胞内容物をまったく消失してしまい、一方放射柔細胞の原形質はそのまま存続している (Photo 18)。以上のように、

ここでいう放射柔細胞の成熟とは、軸方向仮道管などの場合とは異なり、その壁構造に関してだけであることに注意しなければならない。軸方向仮道管のように、原形質の消失時を分化の終了(成熟)と見なす考え方⁹⁾によれば、このような放射柔細胞の分化はまだ終了してはいないことになる。したがって、そのような意味での放射柔細胞の成熟とは、心材化の時まで待たねばならない。その結果、壁構造の完成と原形質の消失との間には、非常に長い年月を要することになり、そのことはきわめて長い間にわたる分化の中断があることになる。前述したように、マツ属の数種の場合も、その放射柔細胞はそれの2次壁の形成までに長年月を要する¹⁶⁾。これも同様に長期にわたる分化の中断であると思なすことができる。これらの点を考えれば、細胞の分化や成熟という定義に関して改めて十分な検討が必要であり、その際には細胞の死という見方からも論議を行なうべきであると考えられる。

なお、放射柔細胞中には原形質は残存しており、ここでは核の形状に変化が認められた程度であり、原形質の質的な変化については追求していない。木化までの分化段階が終了したことを考えると、原形質に質的な変化が生じている可能性は十分に考えられる。今後は、WODZICKIとBROWN¹⁴⁾が行なったような、酵素化学的な面からの研究もあわせて行う必要がある。

3.2.2 放射仮道管

放射仮道管は、放射柔細胞とともに、放射組織を構成する細胞である。そのように、同じ構成細胞であるにもかかわらず、その分化経過は、放射柔細胞よりも、むしろ軸方向仮道管の分化経過に類似している点が多く見出された。すなわち放射仮道管の分化の進み方は、軸方向仮道管の分化の進み方に同調しているかのように、ほとんど同時的な歩調で進行した。

そのような分化経過のなかで、放射組織の上下両端の水平列中にある直立状の形成層放射仮道管に由来する放射仮道管の伸長生長は注目に値する。すなわち、分化当初は直立していたものが、分化の進行とともにしだいに水平方向へと、その細胞長軸を移行させ(Photo 6)、最終的にはまったく水平方向へ伸び、長方形状になってしまう(Photo 19)。このように、細胞長軸が、樹軸方向から水平方向へと90度も変化する例は、あまり知られていず、非常に興味深い。細胞長軸のこのような大きな変化をもたらす機構は不明であるが、軸方向仮道管の半径方向への拡大、あるいは放射柔細胞の水平方向への伸長と密接な関係を有しているものと推定される。また、細胞長軸の変化とともに、それにともなる伸長生長のための壁自体の伸展についても関心が持たれるが、本研究では、壁の伸展についての知見を得ることはできなかった。細胞長軸の大きな変化、それにともなる壁の伸展が完了した段階で、放射仮道管の末端壁は互いに幾分重なりあった状態になる(Photo 9, 12)。その結果、放射仮道管は、その末端壁部が割り込み生長を行なったかのように見えるようになるが、軸方向仮道管のような割り込み生長を行なうと考えることはできず、むしろ細胞長軸の変化にみられる、水平方向への倒れ方に由来すると考えるべきであろう。

一方、上述の直立状のものではなく、小さな等方形の形成層放射仮道管に由来するもの

は、そのような複雑な分化経過を示さなかった。放射柔細胞の場合のように、水平方向への伸長だけがなされると考えられる。その末端壁は幾分傾斜しているものの、放射柔細胞列と、直立状の形成層放射仮道管に由来する細胞列とに挟まれているので、顕著な重なりあいは認められなかった。

伸長後の放射仮道管の分化経過は、放射柔細胞のそれとは著しく異なる。すなわち、放射柔細胞で見られたような、伸長の完了と2次壁形成の開始との間に見られたような分化の一時的な停滞はまったく認められない。むしろ、軸方向仮道管の2次壁形成や木化の進み方と同調しているかのように、非常に急速に進行した。Photo 14に見られるように、25%の部位で早くも2次壁形成と木化の進行が認められる。木化に関しては、軸方向仮道管よりも強い紫外線吸収を示してさえいる。50%の部位で、そのリグニン沈着は完了してしまっただけで、75%の部位のものに比べても吸収に大きな相違は認められない。なお、75%の部位の放射組織の場合には、その下端部に放射仮道管は存在していないが、その原因は不明である。このように、放射仮道管の2次壁形成や木化の進行はきわめて速く、7月の試料では25%の部位で (Photo 15)、8月のものでは20%の部位で木化の進行が認められる (Photo 16)。

放射仮道管中の原形質も、分化の進行とともに変化して行った。その核は、形成層中では球形で高密度であったが、伸長生長を始めるとともに、水平方向に伸び始め、その内容物も疎になった。それと同時に細胞質にも変化が生じているらしく、しだいに観察しづらくなり、最終的にはまったく消失してしまった。また、核も再び収縮し始め、小さな粒状になり、やはり消失してしまった (Photo 19)。したがって、放射仮道管はそれが成熟した時には、その内腔は空になってしまい、その状況は軸方向仮道管の場合と同じである。同じように、放射組織を構成しているにもかかわらず、その分化経過や成熟時の状態は、放射柔細胞とはかなり異なる。この相違は、両細胞の果たす機能の違いに由来すると考えるべきなのかも知れない。

4. 結 論

カラマツの形成層放射組織およびそれに由来する放射組織細胞の分化経過を研究した結果、次の点が明らかになった。

1. カラマツの放射組織は放射柔細胞と放射仮道管とから成っているように、形成層放射組織細胞も2つに分けて考えるべきである。すなわち、形成層放射柔細胞と形成層放射仮道管の2つである。

2. 形成層放射柔細胞には、等形状のものと同形状のものがある。前者では細胞分裂は生じず、専ら後者でのみ生じた。休止期と生長期の観察結果から、等形状のものは、いわゆる“イニシャル”であり、長形状のものは、いわゆる“母細胞”に該当すると考えられる。

3. 形成層放射仮道管には直立状のものと、小さな等形状のものがある。しかし、い

いわゆる“イニシャル”を指摘することはできなかった。

4. 放射柔細胞の核は分化の開始とともに水平方向に伸び、その密度は低くなる。放射仮道管の場合も同様であるが、最終的にはその原形質は消失してしまう。

5. 両細胞とも、径の拡大はほとんどなく、伸長生長のみである。直立状の形成層細胞に由来する放射仮道管は伸長生長の結果、その細胞長軸を90度変える。

6. 放射仮道管の分化は急速に進行するが、放射柔細胞の場合には一時的な分化の停滞があると考えられる。

7. 放射柔細胞の2次壁形成開始は、個々の細胞の独立性が強く、したがって放射組織内におけるそのような細胞の出現経過にはあまり規則性は見られない。

8. 両細胞とも、2次壁の形成は細胞壁全体で同時に始まると考えられる。また、木化は細胞間層部から内腔部へ向って進行する。

9. 仮道管や道管などで、しばしば用いられている細胞の成熟ないしは分化の完了という定義は、放射柔細胞などにはそのまま適応させることは難しいと考えられる。したがって、それらの定義を改めて検討する必要があると考えられる。

謝 辞

本研究を進めるにあたり、北海道大学名誉教授 石田茂雄博士には終始変わらぬ激励と懇切な指導を賜った。また、北海道大学農学部教授 深沢和三博士にはしばしば有益な助言を賜った。さらには、北海道大学農学部助教授 大谷 諄博士には多くの援助を賜った。以上の各位に対し、ここに深甚なる謝意を表する次第である。

文 献

- 1) BALATINECZ, J. J. and KENNEDY, R. V. (1967): Maturation of ray parenchyma cells in *Pinus*. *F. P. J.*, 17(10): 57-64.
- 2) BALATINECZ, J. J. and KENNEDY, R. V. (1968): Mechanism of earlywood-latewood differentiation in *Larix decidua*. *TAPPI*, 51(9): 414-422.
- 3) BAMBER, R. K. and DAVIES, G. W. (1968): Lignification of ray parenchyma cell walls in the wood of *Pinus radiata* D. Don.. *Holzforschung*, 23(3): 83-84.
- 4) CHAFE, S. C. (1974): Cell wall structure in xylem parenchyma of trembling aspen. *Protoplasma*, 80: 129-147.
- 5) CHAFE, S. C. (1974): Cell wall formation and protective layer development in the xylem parenchyma of trembling aspen. *ibid.*, 80: 335-354.
- 6) CHAFE, S. C. (1974): Cell wall structure in xylem parenchyma of *Cryptomeria*. *ibid.*, 81: 63-76.
- 7) FREY-WYSSLING, A. and BOSSHARD, H. H. (1965): Cytology of the ray cells in sapwood and latewood. *Holzforschung*, 13(5): 129-137.
- 8) FUJIKAWA, S. and ISHIDA, S. (1975): Ultrastructure of ray parenchyma cell wall of softwood. *Mokuzai Gakkaishi*, 21(8): 445-456.
- 9) 今川一志・石田茂雄 (1970): 樹木の木部形成に関する研究 (第1報). 北大農演研報, 27(2): 373-394.
- 10) 今川一志・深沢和三・石田茂雄 (1976): カラマツ仮道管の木化経過に関する研究. 北大農演研報,

- 30(1): 145-162.
- 11) MANN, P. T. (1974): Ray parenchyma cell-wall ultrastructure and formation in *Pinus banksiana*. Wood and Fiber, 6(1): 18-25.
 - 12) MURMANIS, L. (1970): Locating the initial in vascular cambium of *Pinus strobus* L. by the electron microscopy. Wood Sci. Technol., 4(1): 1-14.
 - 13) SAKAI, W. S. (1973): Simple method for differential staining of paraffin embedded plant material using toluidin blue-O. Stain Technol., 43(6): 247-249.
 - 14) WODZICKI, T. J. and BROWN, C. L. (1973): Cellular differentiation of the cambium in the *Pinaceae*. Bot. Gaz., 134(2): 139-146.
 - 15) YENSEN, J. (1968): Removal of epoxy resin from histological sections following halogenation. Stain Technol., 43(6): 344-346.
 - 16) 山本幸一 (1982): マツ属放射柔細胞成熟の経年的・季節的経過. 北大農演研報, 39(2): 245-296.

Summary

It is well known that studies on xylem formation in forest trees have been numerously done. Most of them, however, dealt with longitudinal elements, i. e. tracheids, vessels or fibers, and a fewer with horizontal elements, i. e. rays. In this study, therefore, cell types of the so-called ray initials and differentiating processes of the rays in Japanese larch, *Larix kaempferi*, were investigated microscopically.

Throughout the two growth seasons (Apr. to Oct. in 1974 and May to Nov. in 1975), specimens which contained xylem-cambium-phloem were punched out from the stems in about 10 year-old trees at the experiment tree nursery in the campus of Hokkaido University, Sapporo. The specimens were fixed in FAA or 2.5% glutaraldehyde in 0.1 M phosphate buffer (pH 7.2). A part of each specimen was embedded in celloidin or paraffin for light microscopy, and the remainders in epoxy resin for ultraviolet microscopy. Sections for light microscopy were stained with safranin-fast green, or toluidine blue-O. For ultraviolet microscopy, semi-ultrathin sections (0.5 μm in thickness) were cut from the embedded specimens, and the epoxy resin was removed from the sections by Yensen's procedure¹⁰⁾. The sections were mounted on quartz slide-cover glass with glycerin. UV photographs were taken with 280 $m\mu$ in wave length using ultraviolet microscope (Carl Zeiss MPM-01).

In Japanese larch, there are two types of rays, i. e. uniseriate and fusiform ray. However only uniseriate rays were examined in this study. Uniseriate rays consist of ray parenchyma cells and ray tracheids in the xylem. Therefore, it is reasonable to separate the cambial ray cells (so-called ray initials) into two sorts, that is, ones which produce ray parenchyma cells and another's ray tracheids. In this study, the former is called cambial ray parenchyma cell and the latter cambial ray tracheid. Consequently, the cambial ray consists of cambial ray parenchyma cells and cambial ray tracheids such as in mature xylem ray. The results obtained are as follows.

1. Cell types of the ray initials

The cambial rays consisted of several or more horizontal rows, in which cambial ray parenchyma cells or cambial ray tracheids were located respectively. The horizontal rows of cambial parenchyma cells were naturally connected with ones of mature ray parenchyma cells, and ones of cambial ray tracheids with mature ray tracheids.

In dormancy, most of the cambial ray parenchyma cells were isodiametric and a fewer

were radially elongated (Photos 1-5). The cambial ray tracheids in the marginal rows were longitudinally elongated and ones in the rows between the marginal rows and the rows of the cambial ray parenchyma cells were small isodiametric. In growth season, cell divisions (mitoses) of the cambial ray parenchyma cells occurred only in the radially elongated cells, but not in the isodiametric ones (Photo 6-8). Judging from such observations, it is considered that the isodiametric cells of the cambial ray parenchyma cells were so-called "Initials" which were located at the boundary between xylem and phloem. As a result, it is presumed that the radially elongated cells were so-called "Mother cells". In the cambial ray tracheids, however, such difference in shape were not observed.

2. Differentiating processes

At first, future ray parenchyma cells as well as future ray tracheids began to elongate in horizontal direction (Photos 6 and 7). However their diameters were not enlarged in both typed cells. From such view point, therefore, it is considered that the term, so-called surface growth such as in longitudinal tracheids is unsatisfactory to explain this differentiating stage. In the case of the elongation of future ray tracheids which were located in the marginal row and were longitudinally elongated, especially, it is noticeable that the long axes of their cells were gradually transformed from in longitudinal direction to in horizontal one. Synchronizing with the elongation, nuclei in future ray parenchyma cells and future ray tracheids were sparse in content and elongated horizontally.

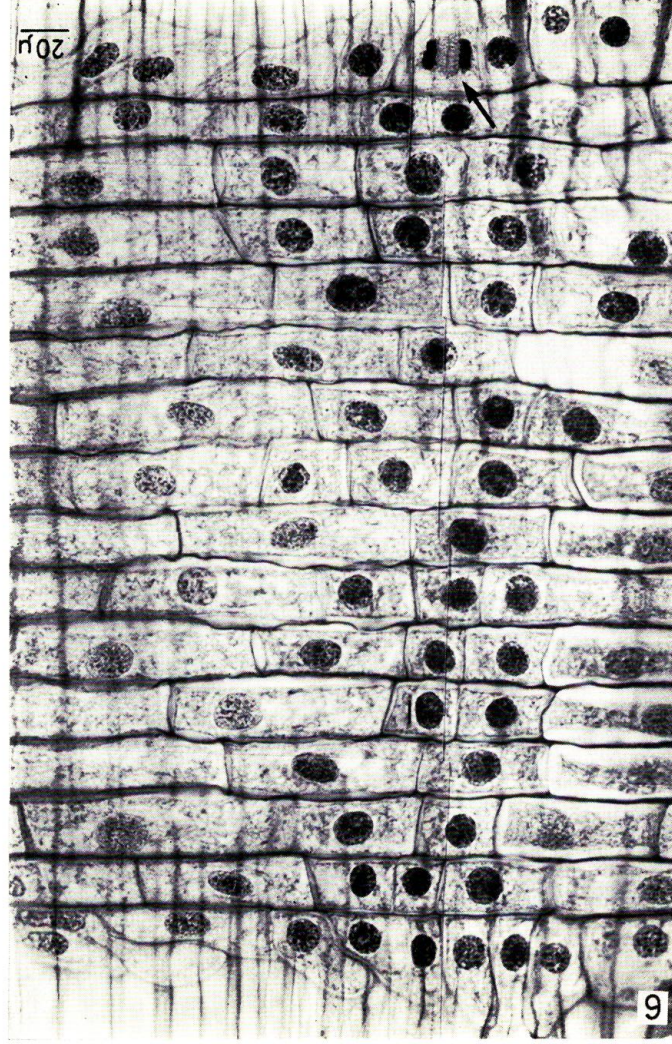
In future ray parenchyma cells, secondary wall formation did not follow immediately after their elongation, such as in longitudinal tracheids. That is, the secondary wall formation was not initiated for some time in spite of the completion of the elongation (Photo 9). Consequently it is presumed that there is a short pause of the differentiation between the completion of the elongation and the initiation of the secondary wall formation. In future ray tracheids, however, such phenomenon could not be observed.

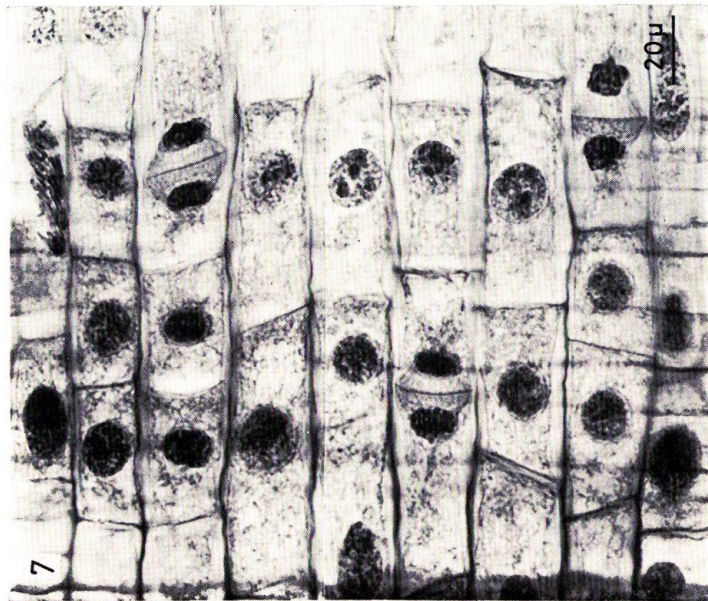
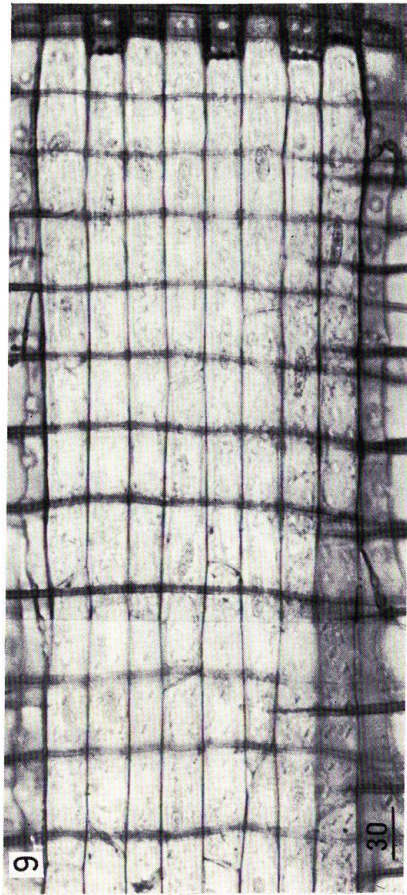
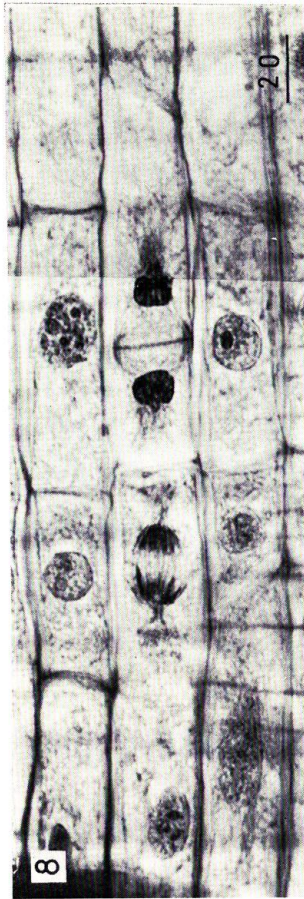
After such short pause, secondary wall formation was initiated (Photos 11-13 and 17). Because the cells which began to form their secondary wall were irregularly appeared in the differentiating ray, secondary wall formation seems to be initiated individually in each cell. It is considered that secondary wall began to be deposited simultaneously on the whole primary wall of future ray parenchyma cell, since difference of the thickness was not detected in this study.

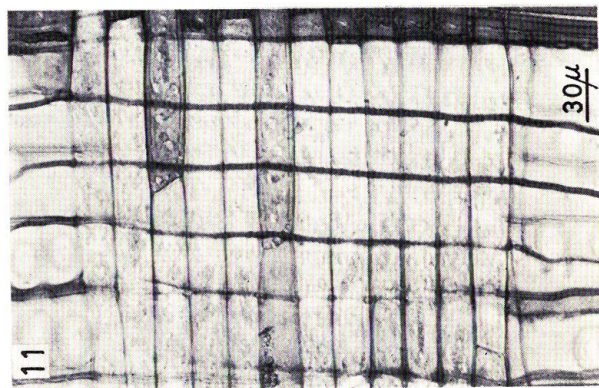
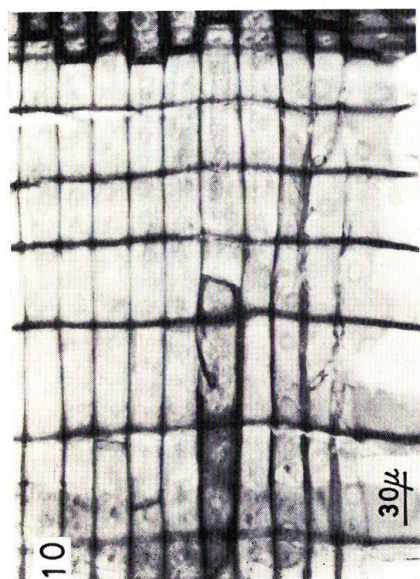
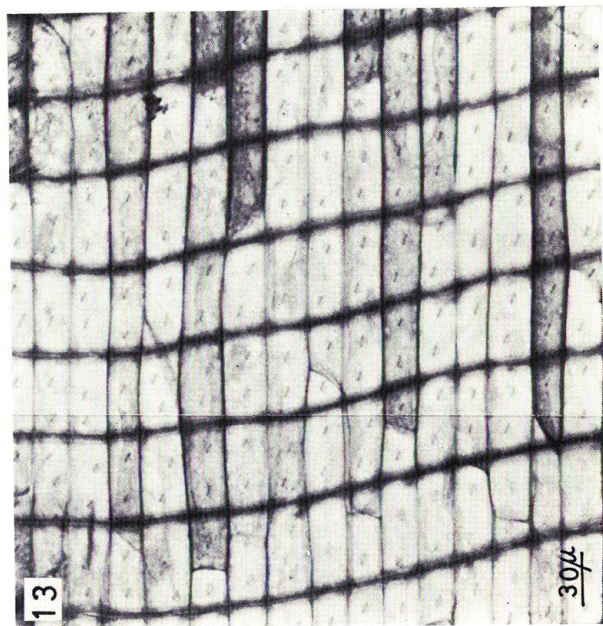
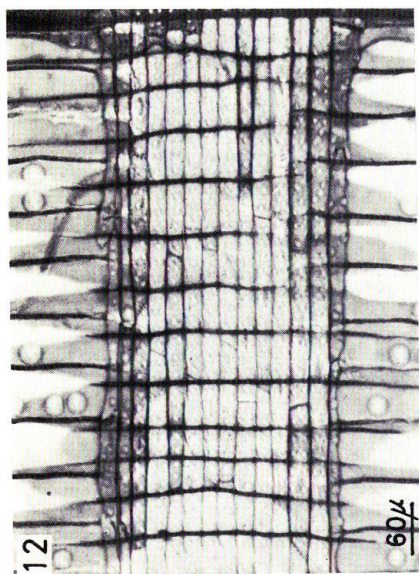
Immediately after the initiation of the secondary wall formation, the walls were rapidly lignified (Photos 14-16 and 18). Ray parenchyma cells maintained their protoplasts in the lumina, but ray tracheids lost them and their lumina were empty.

Explanation of Photos

- Photo 1.** Radial section of dormant cambial ray showing isodiametric (I), radially elongated (RE) cells in cambial ray parenchyma cells, and longitudinally elongated (LE) and small isodiametric (SI) cells in cambial ray tracheids.
- Photo 2.** Radial section of relatively small cambial ray in dormancy.
- Photo 3.** Radial section of small cambial ray with three horizontal rows in dormancy.
- Photo 4.** Radial section of small cambial ray in dormancy showing three horizontal rows in which only cambial ray tracheids are existed.
- Photo 5.** Radial section of extremely small cambial ray showing only two horizontal rows.
- Photo 6.** Radial section of cambial ray in growth season. Mitosis is occurred in cambial ray tracheid (arrow).
- Photo 7.** Radial section of cambial ray in growth season. Three mitoses in each radially elongated cell and one in ray tracheid are seen.
- Photo 8.** Radial section of cambial ray in growth season. Two mitoses are seen in two cells in the same horizontal row.
- Photo 9.** Radial section of differentiating ray. Secondary walls are not initiated to form, in spite of completion of the elongation.
- Photo 10.** Radial section of differentiating ray. Secondary wall formation is not still initiated except for one cell.
- Photo 11.** Radial section of differentiating ray. The cells which are adjacent to growth ring boundary are initiated to form the secondary walls.
- Photo 12.** Radial section of differentiating ray. The cells in which secondary wall formation is initiated are seen at the marginal rows in the ray.
- Photo 13.** Radial section of differentiating ray showing the occurrence of the cells with secondary walls in the ray.
- Photo 14.** UV microphotograph of tangential sections at each position in current growth ring showing no UV absorption in ray parenchyma cells. June, 25th.
- Photo 15.** UV microphotograph of tangential sections at each position showing UV absorption in some of ray parenchyma cells at 75% position and all at 100%. July, 25th.
- Photo 16.** UV microphotograph of tangential sections at each position showing UV absorption in some of ray parenchyma cells even at 30% position.
- Photo 17.** Polarizing microphotograph of radial section.
- Photo 18.** UV microphotograph of radial section showing lignified cell walls.
- Photo 19.** Radial section of ray showing disappearing process of nuclei in ray tracheids.

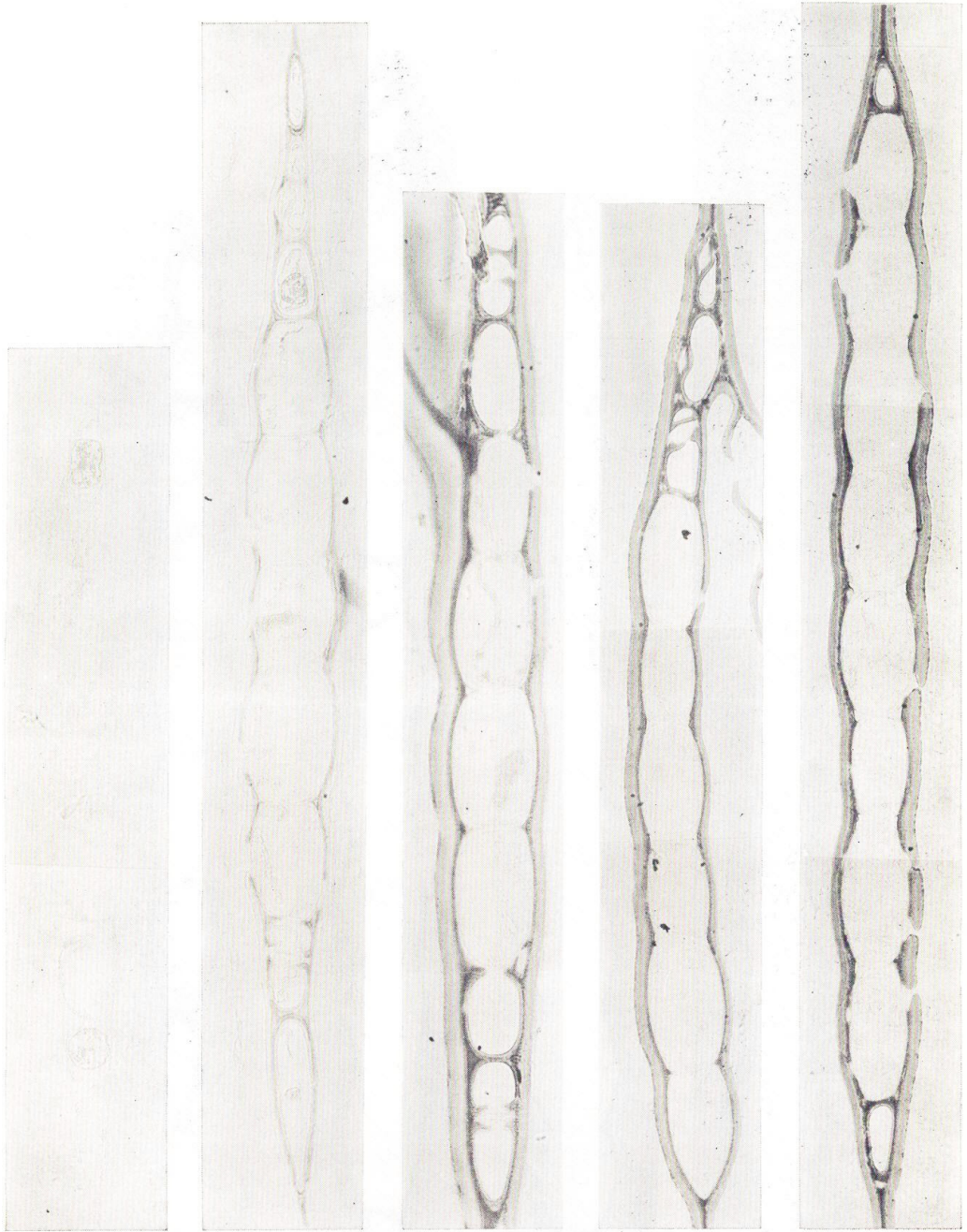






14

6-25



cam.

25%

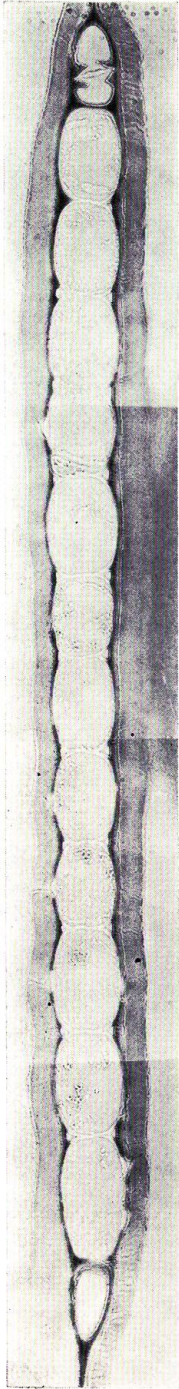
50

75

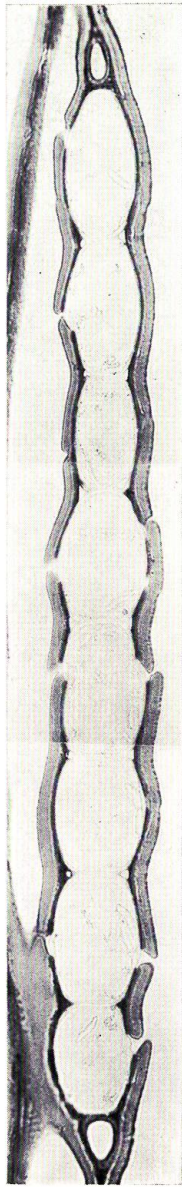
100

15

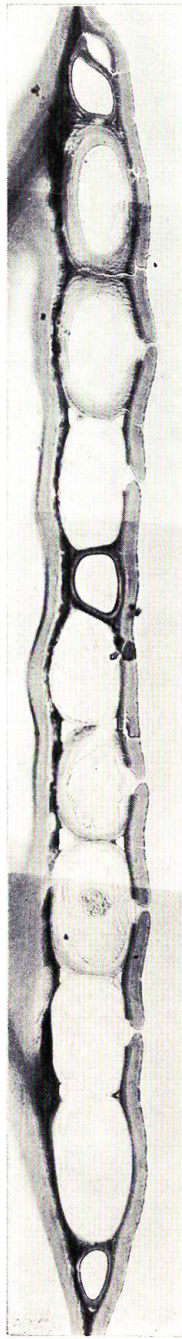
7-25



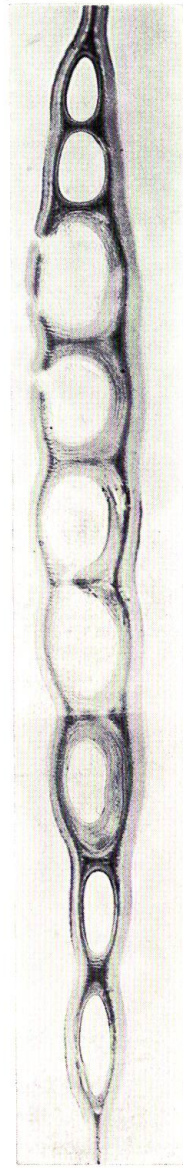
25%



50



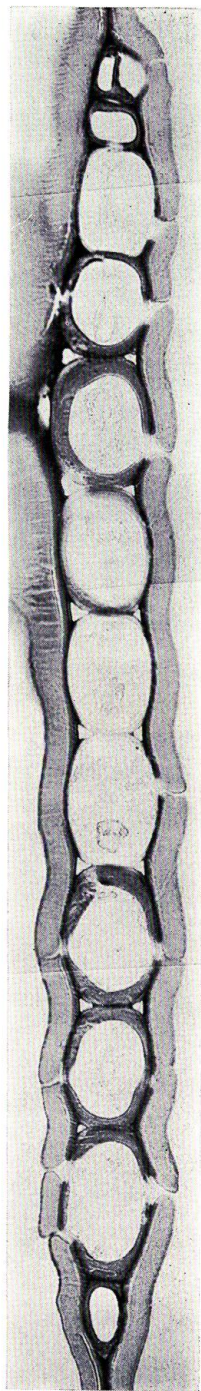
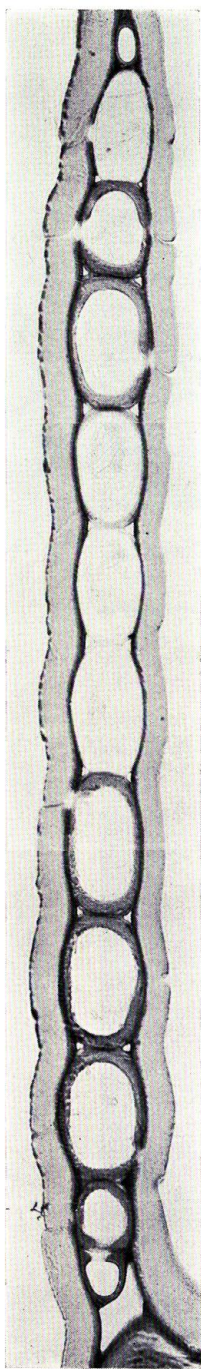
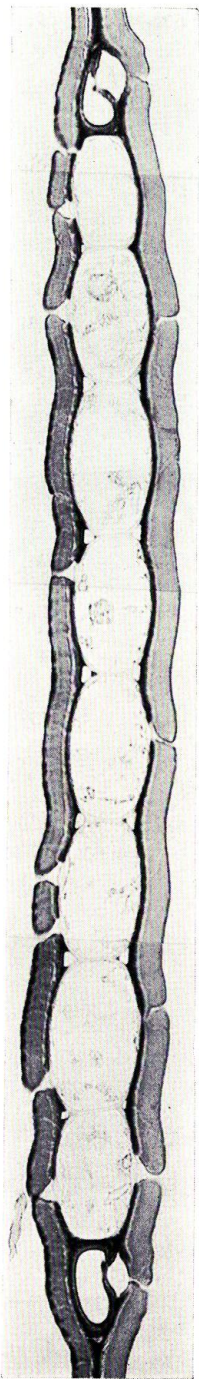
75



100

16

8-27



20%

30

40

