



Title	樹木の木部形成, 特にその季節的経過に関する研究
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), 149-178
Issue Date	1985-03
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/21132
Type	departmental bulletin paper
File Information	42(1)_P149-178.pdf



樹木の木部形成，特にその季節的 経過に関する研究*

今 川 一 志**

Study on the Seasonal Sequence of the Radial Growth in Forest Trees*

by

Hitoshi IMAGAWA**

目 次

緒 言	149
第 I 章 木部形成に関する研究の概説	151
第 II 章 木部形成の季節的経過	154
第 1 節 カラマツ	155
第 2 節 ハリギリ	159
第 III 章 木部細胞の新生と分化	163
第 1 節 新生様式	163
第 2 節 木 化	165
第 IV 章 定量的経過の研究手法の開発	166
第 V 章 総合考察	168
結 語	169
謝 辞	170
文 献	170
Summary	177

緒 言

樹木は、その体内に膨大な量の木部を包含している。その木部は、木材としてきわめて重要な原材料の一つであり、古くから人類に大きく貢献して来た。特に、絶えることなく供給されることが可能であるという点で、今後もますます貴重なものとなる。

このような木部は、天文学的な数に達する微小な細胞、すなわち木部細胞からなっている。またこの木部細胞には、種々の形状、さまざまな機能を有する多様な細胞があり、それらは互

* 1984年8月31日受理 Received August 31, 1984.

** 北海道大学農学部木材理学講座

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

いに密接に関連しあい、巧妙に配置され、木部を構成している。これらの細胞は、樹皮と木部との境界にあり、生長点から根冠まで連続している形成層細胞によって生み出される。新生された木部細胞は、通常、まずその大きさを増し(表面生長)、次いでその壁肥厚を行ない(2次壁形成)、最後にリグニンの沈着を行なって(木化)、その分化を終了し(成熟)、順次に蓄積されて木部を形作る。通常、このような蓄積は一年毎(すなわち一生長期ごと)に繰返えし、その結果が木部中に年輪あるいは生長輪として印される。この蓄積は、生長期間中、絶えることなく継続されるので、その経過を一つの“流れ”にたとえることも可能である。そのたとえにしたがえば、個々の細胞が新生され、分化し、成熟する経過は、その流れの一“断面”と見なすこともできよう。すなわち、多様な木部細胞の新生、分化、成熟からなる個々の断面が少しずつその位相をずらしながら無数に重なりあい、全体としては一つの流れになった結果が、年輪あるいは生長輪、さらには木部を形作ると言うこともできる。

上述したような点から、木部が形作られて行く経過は、各木部細胞が分化・成熟して行く経過と、そのような個々の経過の連続としての蓄積経過とに分けて考えることも可能であり、しばしばそのように分けて取扱われることもある。しかしながら、両者は本来的に密接に関連しあっており、厳密に分別することは、ほとんど不可能に近い。ただし、両者を区分して取り扱うことの利点も数多くあるので、本論文でも一応は両者を別々に扱うことにする。

上述したように、人類にとり、木材は古くから貴重なものであった。したがって、それが形成される経過についても古くから多くの関心が持たれ、多数の研究がなされて来た。最近になっても、その関心は衰えることなく続き、多方面からの研究が進められている。特に、近年では電子顕微鏡による研究が広範囲にわたって行なわれているが、木部の形成に関する研究の場合にも例外でなく、しばしば用いられ、多くの貴重な知見が得られている。電顕を用いて得られた知見は、それ以前のものに比べ、はるかに精細であり、きわめて緻密なものである。しかしながら、その精細さの故に、各々の知見は個別的になりがちであり、特定の細胞だけに限られたものになる傾向にあり個々の知見は関連性を欠きやすく、統一的に理解しづらくなっているとも言える。換言すれば、電顕による精細な知見は、木部形成の季節的経過と言う大きな流れのなかの一断面だけに限られることが多い。各断面についての精細な知見を得ることの重要性は改めて述べるまでもないが、木部は生きている樹木の生長の結果として形成されることを考えると、その大きな全体の流れとの関連を忘れることなく、個々の精細な知見を理解することはきわめて重要であると考えられる。そのためには、その全体の流れを統括的に理解して初めて、個々の精細な知見を有機的に関連づけることが可能になると考えられる。

以上のような観点から、筆者はこれまでに一連の研究を進め、そのつどその研究結果を報告して来た⁶⁴⁻⁷⁹⁾。したがって、それらはたとえば、仮道管だけの蓄積経過だけであったり、放射組織の形成経過だけであったりして、互いに何らかの関連はつけてあるものの、改めて個々の研究結果を総合し、統括する機会はなかった。しかし、この度、それらの個々の研究結果を

取りまとめ、北海道大学審査学位論文として提出する機会を得た。その結果、これまで報告して来た個々の研究結果のなかで触れ得なかった種々の考察を得ることができた。以下本文では、そのようにして得られた総括的な成果のみを述べることにした。ここで示す成果に至った経過の詳細については、すでに発表してあるので、ここでは省略した。

第 I 章 木部形成に関する研究の概説

前述したように、樹木の木部形成については古くから強い関心が持たれ、形態学的あるいは細胞学的、さらには生理学的な面から多くの研究が進められて来た。したがって、それらをすべて網羅することは不可能に近いので、以下では筆者の手許にあるものを概説的に紹介することにする。

古典的な研究としては、針葉樹の木部形成に関しては、SANIO¹³⁹⁾、BUCKHOUT²⁰⁾、BROWN¹⁸⁾、HARPER⁵⁷⁾、KUNUDSON⁹⁵⁾、BROWN¹⁹⁾、NAKASHIMA¹¹⁶⁾、CHALK²⁸⁾などが研究した。また、広葉樹の木部形成についても、HANSON と BRENKE⁵⁴⁾、CHALK²⁸⁾などが形態学的な研究を行なった。なお、今世紀前半での樹木の木部形成についての研究成果は、PRIESTLEY¹²⁸⁾や MACDOUGAL¹⁰³⁾などが詳細に紹介している。現在でも、樹木の生長やその一部である木部形成に関する成書は数多く出版されている。たとえば、KRAMER と KOZLOWSKI⁹⁷⁾、KOZLOWSKI⁹⁰⁾、ESAU⁴⁴⁾、ZIMMERMANN¹⁹²⁾、CÔTÉ²⁹⁾、KOZLOWSKI⁹²⁾、CUTTER³⁶⁾、FAHN⁴⁹⁾、KALDEWEY と VARDAR⁸⁷⁾、KRAMER と KOZLOWSKI⁹⁸⁾などがあり、形態学的に、あるいは生理学的に追求されている。このように、最近でも多数の研究が進められており、その関心の強さは変わってはいない。以下では、最近の木部形成に関する研究をきわめて大まかではあるが紹介し、その動向を見て行くことにする。

木部は形成層での細胞分裂によって新生された細胞からなっている。したがって、その形成層についての研究は多い。形成層細胞の形状やその大きさ、それらの配列の仕方について、TAKAMATSU¹⁵²⁾、DODD⁴²⁾、BANNAN^{3,4,5)}、BUTTERFIELD^{22,23)}などの研究がある。通常、形成層活動には季節的な周期があり、冬にはその活動は停止する。その期間は休止期と呼ばれているが、その時期の形成層細胞の壁構造やそのオルガネラについて、電顕による精細な観察がなされた。針葉樹では、BARNETT⁶⁾、ITO⁸⁴⁾、TIMELL¹⁶⁰⁾、などが、広葉樹ではKIDWAI と ROBARDS⁸⁹⁾、ROBARDS と KIDWAI¹³³⁾、MIA¹⁰⁷⁾などが研究し、活動期との相違点を明らかにした。形成層は春にその活動を再開する。その経過についても、WAREING¹⁷³⁾、REINES¹²⁹⁾、TEPPER と HOLLIS¹⁵⁴⁾などが細胞学的に研究した。活動の再開にともない、細胞分裂が始まるが、その分裂頻度についての研究も多い。並層分裂の頻度については、WILSON¹⁸¹⁾、GREGORY と WILSON⁵³⁾、SISSON¹⁴⁵⁾、GREGORY⁵²⁾などが、また、擬横分裂については、CUMBIE³⁵⁾、BANNAN⁴⁾、BUTTERFIELD²²⁾、などが調査し、木部形成の定量的な経過を明らかにしようとした。また、細胞分裂時の細胞板の形成についても、FREY-WYSSLING ら⁵¹⁾が電顕で詳細に研究した。さらには、活動期の形成層細胞についても電顕を用いて、BARNETT⁷⁾、SRIVASTAVA¹⁴⁸⁾、SRIVASTAVA と O'BRIEN^{149,150)}、

MIA¹⁰⁷⁾ TSUDA^{161,162)} などがある。そのオルガネラの存在状態を明らかにした。特に、最近では、走査型電子顕微鏡によりオルガネラを立体的に観察しようとしているHIRAKAWAら⁶³⁾の研究が注目されている。

上述したように、最近の電顕の発達・普及やその試料処理法の改良により、木部構成細胞の壁層の微細構造は非常に明らかになって来た。そして、その構造をさらに詳細に解明するために、その細胞の分化成熟経過にまでもさかのぼって、その形成経過を明らかにすることにより、成熟した細胞壁構造をより深く理解しようとしている。そのような研究としては、針葉樹については、CRONSHAW³¹⁾, LARSON¹⁰⁰⁾, MURMANISとSACHS^{114,115)}, OKUMURAら¹²³⁾, BARNETT⁹⁾, ITOH⁸⁶⁾, HIRAKAWAとISHIDA⁶¹⁾などの詳細な研究がある。また、広葉樹については、CASPERSON²⁵⁾, WOODINGとNORTHCOTE¹⁸³⁾, CRONSHAW^{32,33)}, ROBARDS¹³¹⁾, LARSON¹⁰⁰⁾, PARAMESWARANとLIESE¹²⁴⁾, HEPLERとFOSKET⁶⁰⁾, CHAFE²⁶⁾, ITOH⁸⁵⁾などが研究している。これらの研究については、ROBERTS¹³⁴⁾, BERLYN¹¹⁾, WANGAARD¹⁶⁷⁾などが紹介している。

また、壁形成以外にも、種々の細胞構造の形成経過について同じような目的から電顕で研究されている。YATAら¹⁸⁵⁾, BUTTERFIELDとMEYLAN²⁴⁾, MEYLANとBUTTERFIELD¹⁰⁶⁾, OHTANIとISHIDA¹²²⁾などは道管の穿孔板の形成経過を明らかにした。壁孔の形成経過については、WARDROP¹⁶⁹⁾, SCHMIDとMACHARD¹⁴⁰⁾, THOMAS¹⁵⁵⁻¹⁵⁷⁾, MURMANISとSACHS¹¹³⁾, IMAMURAとHARADA⁸⁰⁾, BARNETTとHARRIS⁹⁾, HARADAら⁶⁵⁾, HIRAKAWAとISHIDA⁶²⁾などの研究がある。CRONSHAW³³⁾, LIESE¹⁰²⁾, BAIRDら¹⁾などは、イボ状構造の形成経過を明らかにしている。さらには、チロースの形成経過についても、MEYER¹⁰⁴⁾, MEYERとCÔTÉ¹⁰⁶⁾, CHAFE²⁷⁾, MURMANIS¹¹²⁾などが研究している。

以上のような電顕を用いた形成経過の研究は、細胞壁や特殊な細胞壁の微細構造の解明がその最終目的である。したがって、形成経過そのものを明らかにする目的のものは少なく、もしそうであっても、個々の細胞の分化・成熟経過の解明にとどまることが多く、これらの貴重な知見が個別的なままで終り、相互の有機的な関連性を見出すことが困難な場合が少なくないようである。

また、細胞、特に木部細胞の分化・成熟経過の最終段階である木化経過についても研究は進められている。NEČESANÝら¹¹⁷⁾, WARDROP^{169,171,172)}などは、光顕や電顕を使い、木化の進み方を追求した。最近では、リグニンの生合成に関与すると考えられているペルオキシダーゼの壁中での局在についても、CZANINSKYとCATESSON³⁷⁾, HEPLERら⁶⁰⁾, HARKINとOBST⁵⁶⁾などが研究している。なお、成熟した細胞壁中のリグニン分布については、BERLYNとMARK¹²⁾, CÔTÉら³⁰⁾, BENTUMら¹⁰⁾, BLANDとHILLIS¹³⁾, SCOTTとGORING¹⁴¹⁾, STONEら¹⁵¹⁾, TAKANOら¹⁵³⁾などが形態学的観点を含めて研究した。

樹木の木部形成の季節的経過を増加する細胞数や幅などで表わす定量的経過を最も端的に示すのは、樹幹径の増大である。その増大経過を調べるには、いわゆる生長計を用いる。

BORMANNとKOZLOWSKI¹⁴，KOZLOWSKIとPETERSON⁸³などは，樹幹の周囲長の増加量から，またBROWNら¹⁷，FRASER⁵⁰，YOUNG¹⁸⁶，BORMANNとKOZLOWSKI¹⁴，KOZLOWSKIら⁹⁴，KOZLOWSKI⁹¹，PHIPPSとGILBERT¹²⁷，IMPENSEとSCHALCH⁸¹などは，樹幹径の増大量から，その内部の木部形成量を推定しようとした。しかし，これらの測定値には木部形成以外の増加量，たとえば師部や周皮の増加量も含まれ，また単なる水分や温度の影響も混入してしまう。そのため，木部形成経過を直接的に反映したものとは言えないが，一つの指標としての意味は十分にあり，得られた結果を慎重に考慮しさえすれば，非常に簡便な実験手法であると考えられる。

また，木部形成は樹木の生長の一要素であることから，その生長が種々の要因によって影響されるのと同様に，その木部形成自体も多くの要因の支配下にある。木部形成に対する外的影響要因についての生理学的な研究も多い。BROWNとSAX¹⁸，BROWN¹⁵などは外圧との関係を，KRAMER⁹⁶，LARSON⁹⁹，WHITMOREとZAHNER¹⁷⁹，DOLEYとLEYTON⁴³などは水分との関係を，WAREINGとROBERTS¹⁷⁶，LARSON⁹⁹，RICHARDSON¹³⁰，WASELとFAHN¹⁶⁴，WASELら¹⁶⁵，NEČESANÝ¹¹⁸などは光の強さや長さとの関係を，RICHARDSON¹³⁰，WASELとFAHN¹⁶⁴などは温度との関係を，EVERTとKOZLOWSKI⁴⁶，SMITH¹⁴⁷などは傷との関係を，形成される木部細胞について詳細に調べた。一方，内的影響要因の一つである生長ホルモンと木部形成との関係についても研究されている。BALATINECZとFARRAR²，DIGBEYとWAREING^{40,41}，ZAJACZKOWSKI¹⁰⁰などは細胞分裂との関係を明らかにした。木部細胞の分化に対する影響については，WAREING¹⁷⁴，LARSON⁹⁹，WAREINGら¹⁷⁵，DIGBEYとWAREING⁴⁰，DOLEYとLEYTON⁴³，MOREYとCRONSHAW^{108,109}，ROBERTSとBABA¹³⁵⁻¹³⁷，HEJONOVICZとTOMASZEWSKI⁵⁶，ROBARDら¹³²，SHELDRAKE¹⁴²，ROBNETTとMOREY¹³⁸，MOREYとDALL¹¹¹，小谷¹²¹などの多くの研究があり，生長ホルモンの量や種類などによる影響の表われ方の相違が明らかになりつつある。

一方，木部形成の一変形であるあて材の形成についても，WARDROP^{168,170}，KENNEDYとFARRAR⁸⁸，WESTING¹⁷⁸，TIMELL^{158,159}，YUMOTOら¹⁸⁷⁻¹⁸⁹，などが細胞学的に研究した。また，WERSHINGとBAILEY¹⁷⁷，NEČESANÝ¹¹⁷，CRONSHAWとMOREY³⁴，MOREYとCRONSHAW¹¹⁰，PHELPSら^{125,126}，YAMAGUCHIら¹⁶⁴などは，生長ホルモンを外部から与え，人工的にあて材を形成させその形成機構の解明を試みた。いわゆる異常組織であるあて材の形成機構が明らかになれば，正常な木部形成についての知見をさらに深めるものと期待される。

形成層細胞は，木部細胞だけでなく，その外方に師部細胞をも新生する。したがって，師部の形成経過の追求は，形成層活動の理解を深めるとともに，引いては木部の形成についての知見をも深めることになる。このような観点をも含めて，EVERT⁴⁷，ESAU^{45,46}，島地¹⁴³，SRIVASTAVA¹⁴⁸，DERRとEVERT³⁹，TUCKERとEVERT¹⁶³，DAVISとEVERT³⁶，LAWTONとLAWTON¹⁰¹，TSUDA¹⁶²などは，師部の形成経過を明らかにした。

通常，樹木の木部形成の季節的経過と言う場合，それは年輪形成を意味するのが一般的である。したがって，その季節的経過とは年輪形成の経過と置き替えても何ら差し支えない。そ

のような意味から、木部形成の季節的経過を追求したものは幾つかある。WILSON¹⁸⁰⁾は *Pinus strobus* の木部形成経過を追求し、細胞分裂頻度を測定し、その結果に基づいて、木部細胞が生産される状態を模式図を用いて示した。SKENE¹⁴⁶⁾は *Pinus radiata* の仮道管の分化・成熟経過の季節的経過を調べ、各分化に要する時間を算出した。SHIMAJIとNAGATSUKA¹⁴⁴⁾は *Abies firma* の木部形成の経過を蓄積されて来る細胞の数の増加経過から明らかにした。WODZICKI¹⁸²⁾は *Pinus silvestris* の木部形成経過をコンピューターで模式的に示そうと試みた。また、小田と仲宗根^{119,120)}は *Pinus luchuensis* の木部形成経過を仮道管の蓄積経過から明らかにした。

一方、広葉樹についても、同様の研究が進められているが、針葉樹の木部に比べ広葉樹の細胞構成ははるかに複雑である。したがって、その形成経過の定量的な把握はきわめて難しく、量的な面からの研究はほとんど見られず、その多くは定性的な経過を明らかにしたものである。ITO⁸³⁾は *Chastanea crenata* について、その道管形成を季節的に追求した。ZASADAとZAHNER¹⁸¹⁾は *Quercus rubra* の早材道管の形成経過を研究したが、その年輪全体の形成については不十分であった。BURGGRAAF²¹⁾も同様に、*Fraxinus excelsa* の早材道管の形成経過を明らかにした。涌田ら¹⁶⁶⁾は *Firmiana platanifolia* の木部形成を追求したが、やはりその道管の発達経過に注目し、年輪全体の形成という点では不十分であった。

以上、きわめて概括的に述べて来たのを見れば明らかのように、木部形成に関する研究と言っても、その目的、対象、方法・手段によって非常に多種多様であり、非常に広範にわたっている。特に、最近では、年輪形成と言う流れの全体でなく、その中の一断面での非常に精緻な研究が増加し、その流れの全体についての関連性を失いがちな研究が多いと言えよう。各断面についての詳細な知見の重要性は改めて述べる必要はないが、そのようなきわめて精細な知見を十分に把握した上で、再び全体の流れを理解することが今後さらに重要になると考えられる。それができて初めて、以上の木部形成に関する多数の研究成果と、いわゆる林業と言う非常に実際的な分野との結びつきが生じるものと考えられる。

第II章 木部形成の季節的経過

樹木の木部は非常に数多くの微小な細胞から成っており、それは生長点での伸長生長、形成層での肥大生長により増加して行く。ただし、そのほとんどは形成層で生み出されている。なお、生長点で形成されたものを一次木部、形成層に由来するものを二次木部と呼ぶ。したがって、樹木の木部のほとんどは二次木部であり、髄を含むその周辺の極く一部が一次木部であるに過ぎない。

それ故、本論文で扱う木部形成は二次木部の形成だけとし、一次木部については触れない。また、温帯地方に生育している樹木の形成層活動はその地の季節の移り変わりにより大きく影響され、その結果として年輪が形作られる。したがって、温帯地方での木部形成の季節的経過とは年輪の形成経過と言い替えることも可能である。

以下では，北海道で生育しているカラマツ (*Larix kaempferi* CARR.) とハリギリ (*Kalopanax pictus* (THUNBERG) (NAKAI) の2樹種の木部形成の季節的経過 (年輪形成経過) を示すことにする。なお，カラマツ^{67,68,69)} とハリギリ^{70,72)} についての研究成果はすでに報告してある。したがって，ここではそれらを取りまとめて一括し，その概略を記すことにする。また，第1節ではカラマツを，第2節ではハリギリについて述べることにし，いずれも木部形成だけでなく，その二次師部についても同時に示すことにする。

第1節 カラマツ

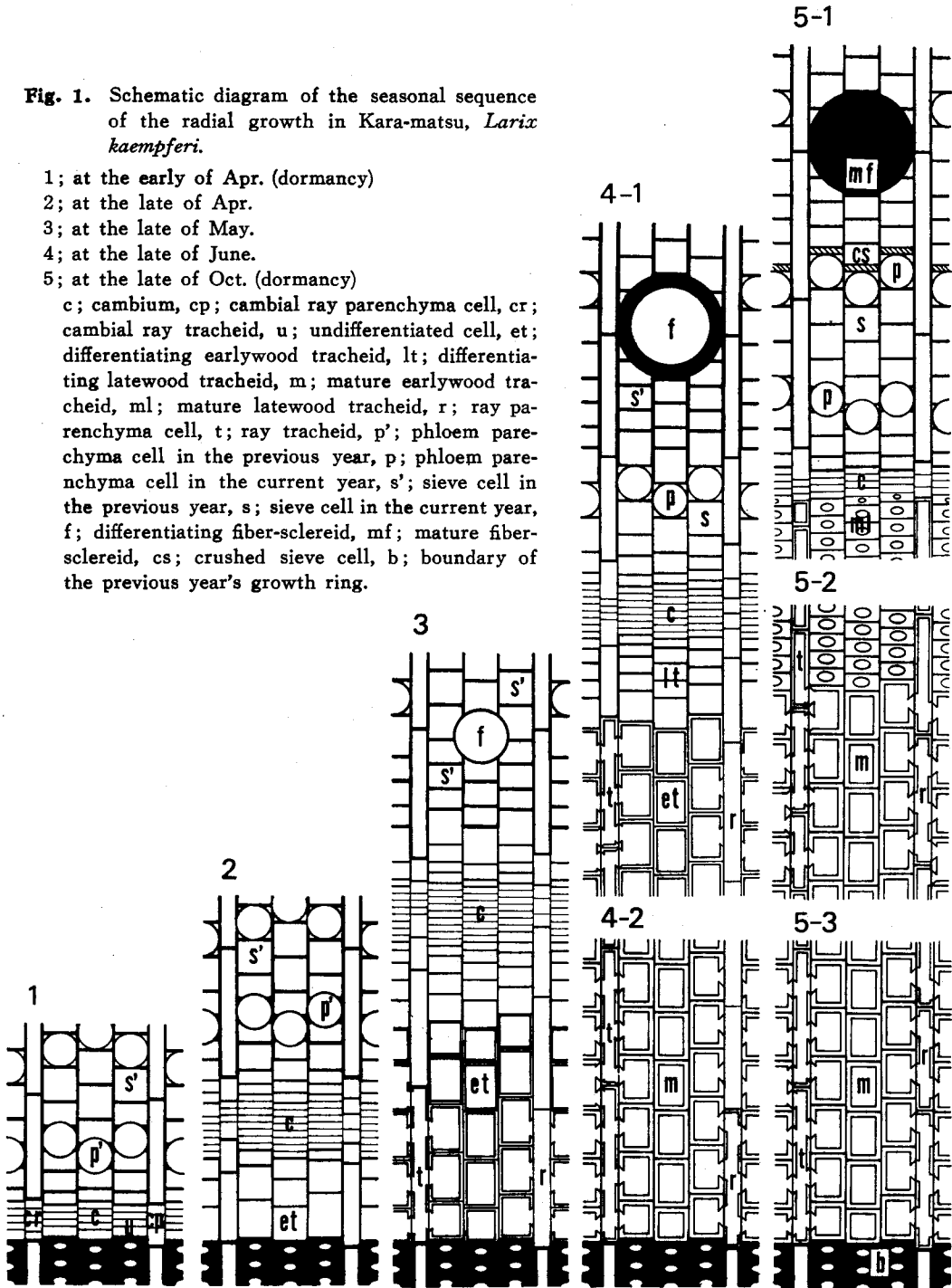
通常，樹木の年輪形成の量的な経過，すなわち増加する細胞数や幅は，その樹木の生育する条件によって大きく影響されると考えられる。したがって，その供試木の量的経過は，その研究を行なった生育条件下でのみ妥当性を有するとさえ極言でき，種々の生育条件下にその結果を適応させることはしばしば困難をとまることが多い。そのため，量的な経過を一般化することは容易ではなく，あえてそれを試みても，その結果の扱いには慎重な配慮が必要になる。それ故，ここでは，量的な経過についてではなく，形成層によって新生され，各分化段階を経て成熟し，木部と師部を構成する多様な細胞の出現経過，換言すれば，いわゆる定性的な形成経過を取りまとめて示すことにする。定性的な経過は，量的なそれに比べ，生育条件にそれ程影響されないと考えられるので，ここで示される経過はカラマツ樹幹の肥大生長 (木部と師部の形成を含めた意味で用いる) の経過をより普遍的に示すものであると考えられる。

その経過は模式図で示すこととし，Fig. 1 はその一生長期の全体像であり，その木口面での模式図である。前年度の晩材最終部を基準とし，上方に形成層と二次木部が示されている。図中には，早晚材別の仮道管，放射細織，形成層，師細胞，師部柔細胞，ファイバースクレイドが模式的に示されている。また，各細胞の分化中のものと，壁構造の完成したものも一応は区別して描かれている。放射組織は2個あるが，その右側のものは放射柔細胞列を，左側のものは放射仮道管列を示す。その区別は，それらの壁孔が単壁孔であるか，有縁壁孔であるかで示してある。各図の記号1~5は各季節の経過を示している。1は形成層活動が再開される以前の段階で，休止期の状態である。2は形成層活動 (細胞分裂) が開始された直後の5月中旬頃を示す。3は5月下旬頃，4は6月下旬頃，5は10月以降の休止期の状態を示す。すなわち5の段階で一生長期に新生され，分化し，成熟した木部・師部細胞がすべて示されている。ただし，4と5はその全体の木部が示されている訳ではなく，一部は省略されている。

北海道でのカラマツの形成層活動の再開は4月下旬あるいは5月上旬である。それ以前の休止期の形成層には，接線方向に扁平な細胞が整然と配列している (1のC)。その数はあまり多くはなく，各半径方向細胞列は3~4個の細胞から構成されている。休止期中の形成層細胞の壁は厚いのが特徴的であり，その原形質も濃密で，ゲル状を呈する。また，放射組織を形成する形成層細胞は通常，放射組織始原細胞と一括して呼ばれている。しかし，カラマツの木部放射組織には放射柔細胞と放射仮道管から構成されていることを考えれば，いわゆる放射組織

Fig. 1. Schematic diagram of the seasonal sequence of the radial growth in Kara-matsu, *Larix kaempferi*.

- 1; at the early of Apr. (dormancy)
- 2; at the late of Apr.
- 3; at the late of May.
ium, cp; cambial ray parenchyma cell, cr; cambial ray tracheid, u; undifferentiated cell, et; differentiating earlywood tracheid, lt; differentiating latewood tracheid, m; mature earlywood tracheid, ml; mature latewood tracheid, r; ray parenchyma cell, t; ray tracheid, p'; phloem parenchyma cell in the previous year, p; phloem parenchyma cell in the current year, s'; sieve cell in the previous year, s; sieve cell in the current year, f; differentiating fiber-sclereid, mf; mature fiber-sclereid, cs; crushed sieve cell, b; boundary of the previous year's growth ring.



始原細胞も2種類あるはずである。それらをそれぞれ，形成層放射柔細胞（1のCP），形成層放射仮道管（1のCt）と呼ぶことにした⁶⁷⁾。前者には，等形状のもの，少数の長形状のものがあり，後者には直立状のものと，小さな等形状のものが3~4個ある。また，形成層細胞（1のC）の木部側や師部側に，その半径径が幾分大きなものがみられる（1のU）。それらは，前年度に新生され，分化せずに，未成熟のまま越冬した細胞で，春にはただちに分化を開始する。これらの細胞は，細胞分裂の再開に先立ち，吸水によってその原形質はゾル状になる。したがって，この現象は形成層活動の再開を示す重要な兆候としてよく知られている。

4月下旬または5月上旬頃に，カラマツの形成層活動は再開される（Fig. 1の2）。細胞分裂の開始とともに，未分化のまま越冬していた細胞の半径径の拡大が始まる。図中では，各形成層細胞の接線壁はすべて同じ太さで描かれているが，実際には越冬していた母細胞の接線壁は，新生されたものよりもかなり厚い。したがって，通常言われているような隔膜形成体の存在だけでなく，薄い接線壁の存在からも細胞分裂の開始を確認することができる⁷³⁾。むしろ，横断面切片では接線壁の厚さの相違に注目した方が，分裂の検出には適していると考えられる。なお，細胞分裂の進み方については第III章で詳述する。

その後，形成層では活発に細胞分裂が行なわれ，早材仮道管や早材に該当する師細胞が分化する（Fig. 1の3）。仮道管は表面生長，2次壁形成，木化，原形質の消失の各分化段階を経て成熟する。一方，師細胞はそのような経過を示さず，木化はせず，その細胞内容物の消失も見られない。また，放射仮道管の分化は，仮道管とほぼ同じ速度で同様に進行するが，放射柔細胞では若干異なる。放射柔細胞の場合，その伸長生長（径の拡大はほとんどなく，半径方向への伸長のみである）が終了しても，その2次壁の形成はただちに引き続いて開始されない。したがって，放射柔細胞の分化には，伸長生長と2次壁形成との間に，分化の一時的な停滞期があると考えられる⁶⁷⁾（Fig. 1の3のtとrを比較）。一方，前年に形成された師部中では，ファイバースクレイドの拡大が始まる（Fig. 1の3のf）。ファイバースクレイドは，前年度に新生され，未分化のまま越冬し，翌年の初夏頃からその径の拡大を始める。この径の拡大が始まって初めてファイバースクレイドの存在が確認されたが，それ以前に確認することはできなかった。径の拡大が実際に確認されたのは，5月下旬頃の試料においてであった⁶⁹⁾。

典型的な早材仮道管をその半径径と接線径との比が1.0以上（R/T比 \geq 1.0）の細胞とみなせば，その形成は6月下旬頃には終了した⁶⁹⁾。それに続いて，晩材仮道管が形成され始める（Fig. 1の4-1）。ただし，成熟仮道管の晩材の定義として広く用いられている Mork の定義によれば，壁厚の関係からもう少し後になると考えられる。また，6月中旬から下旬頃になって初めて，S-3層を有し，木化も完了した，いわゆる成熟仮道管が認められるようになった⁶⁹⁾。したがって，それ以前の仮道管はすべて分化中のものである（Fig. 1の3と4-2の仮道管の壁厚に注意）。また，この頃から，一時的に分化の停滞していた放射柔細胞の2次壁形成が始まる（Fig. 1の4-2のr）。2次壁形成の開始とともに，その木化はただちに進行し，木化については

一時的な停滞はない⁶⁷⁾。放射組織中で2次壁形成を始めた放射柔細胞の出現位置はかなり不規則であり、幾つかの例が見られたが、大略は年輪界側のものから、また上下端の水平列のものから始まった。しかしながら、時にはその周囲すべての放射柔細胞で2次壁形成・木化を始めているにもかかわらず、それ1個だけが依然として1次壁のままである例も認められた。したがって、放射柔細胞の2次壁形成の開始は、細胞個々の独立性がかなり強いように考えられる。一方、仮道管や放射仮道管の場合には、分化の開始の順に始まり、放射柔細胞のような細胞個々の独立性は弱いものと考えられる。

ファイバースクレイドの径の拡大は、6月上旬頃までに終了し、続いて2次壁形成が始まる (Fig. 1の4-1のf)。木化は、2次壁の沈着にわずかに遅れて進行する⁶⁸⁾。その2次壁は同心円状に配向した多数のラメラからなり、最終的には、その内腔部は2次壁によってほとんど埋めつくされてしまう (Fig. 1の5-1)。したがって、このような厚壁のためか、その成熟には残りの生長期一杯を要する。また、その径は非常に拡大するので、その周囲の細胞は押しつぶされたり、変形してしまったり、大きな影響を受ける。しかし、同じようにその周囲にあっても、柔細胞はそのような影響はほとんど受けない。

当年生の師部では、各半径方向細胞列中には3~4個の師細胞毎に、1個の師部柔細胞の分化が見られる。各半径方向細胞列中での師部柔細胞はほぼ同じ位置に出現するので、それらは接線方向にはほぼ連続しているかのように存在する。この柔細胞は、その分化の非常に早い時期から、その内腔中に沈着物が集積され始め、その量はしだいに増加して行き、ついには内腔を埋めつくす。その結果、成熟した柔細胞は沈着物で充満し、その断面は円形になる (Fig. 1の4-1のp)。また、半径径が大きく、壁の薄い、早材的な師細胞の分化は5月一杯でほぼ終了し、その後は晩材的な師細胞が形成される。

10月下旬頃には生長期は終了し、休止期へ入る (Fig. 1の5)。形成層細胞は再び厚壁で扁平な形になり、その原形質は濃密になる。そのような典型的な細胞と成熟した木部・師部細胞とに挟まれて、半径径の幾分大きな未分化の細胞がしばしば見られる (Fig. 1の5-1)。なお、師部要素細胞の一生期に形成される数は、木部細胞 (この場合は仮道管) のほぼ10分の1ぐらいであり、その比率は生長期のどの時点でも同じであった⁶⁸⁾。

また、当年生の師部中で、春に分化した一部の師細胞はこの頃までに半径方向へ押しつぶされてしまう。押しつぶされた師細胞はもはや元の形状に復元することはない。したがって、この押しつぶされた細胞は師部中にそのまま存続し、それらは接線方向へ連続し、線状に見出される。その結果、この押しつぶされた師細胞列に基づいて、一生長期に分化した師部要素細胞群を特定することができる。すなわち、2次師部中にいわゆる年輪あるいは生長層を識別することが可能である。ファイバースクレイドは、このようにして分別した各生長層中に、ほぼ接線方向に配置して存在しており、生長層の確認のための一つの目安になる。しかしながら、その樹の生長が非常に不良の場合には、その生長層中にまったく見出されないこともある。そ

れ故，師部繊維を基準として生長層を識別することには慎重でなければならないと考えられる。

第2節 ハリギリ

ハリギリの早材道管の発達経過⁷⁰⁾と，その2次師部形成の季節的経過⁷²⁾についてはそれぞれ別個に研究し，その成果はすでに報告してある。しかしながら，これらの経過はそれぞれ単独に存在しているものではなく，いずれも形成層に由来するいわゆる肥大生長の一部分である。したがって，両経過を一括してとりまとめることは，互いの経過についての知見を深めるだけでなく，肥大生長と言う総合的な経過を把握することにつながり，樹木の生長と言うさらに総合的な経過の理解にとっても有意義と考えられる。このような点から，カラマツの場合と同様に，ハリギリについても，新生し，分化して来る各種の構成細胞の形成経過を模式図を用い，定性的に示すことにする。しかし，早材道管と2次師部の形成経過以外についてはまだ研究していない。それ故，カラマツの場合に比べ，不十分な点は多くあるが，一応これまでに得られた結果を取りまとめることにする。

Fig. 2に，その季節的経過の全体像を示す。図はすべて横断面であり，上方が師部，下方が木部である。前年度の晩材最終部を基準としてある。早材道管，その周辺の細胞（木繊維，柔細胞は区別せずに描かれている），形成層細胞，師管，師部柔細胞，師部繊維などが描れているが，放射組織や伴細胞は省略されている。孔圏外の道管の形成経過については実際に研究はしていないが，模式図を理解しやすくするためにあえて付け加えてある。また，5-2と6-2とは同じ模式図である。1は形成層活動の再開前の休止期の形成層付近であり，2は4月下旬頃の細胞分裂の再開直後の状態である。3は5月中旬頃であり，4は7月初め頃，5は9月上旬頃，6は10月中旬以降の休止期である。なお，5と6では，その木部の一部は省略してある。

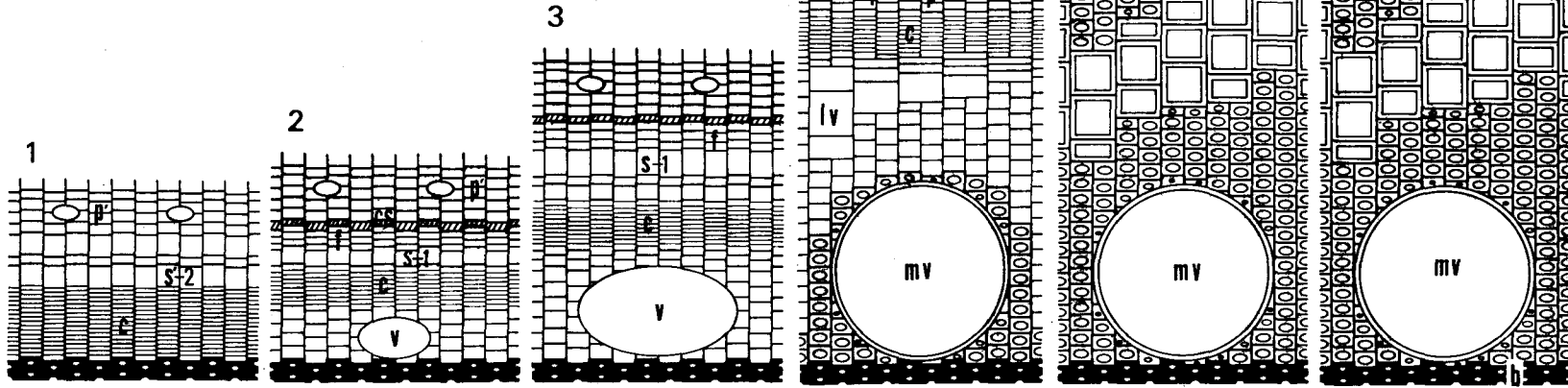
Fig. 2の1は休止期の形成層付近であり，接線方向に扁平な細胞が，数多く整然と配列している。しかし，そのように多数の扁平な細胞がすべて形成層細胞ではなく，木部側の一部のみが形成層細胞である。師部側のものは，師部繊維へと分化して行く細胞であるが，この段階では両者を厳密に分別することは容易ではない。このような扁平な細胞の師部側に隣接している半径径の大きな細胞群は前年度の第2の師管群(S'-2)であり，そのさらに師部側の細胞群は前年度の師部柔細胞群(p)である。

4月下旬頃から細胞分裂が始まり，形成層活動が再開される(Fig. 2の2)。多数存在した扁平な細胞の中に，細胞分裂を行なわずただちにその半径径の拡大を始めた細胞が，木部側，師部側ともに見出された。それらの細胞は前年度に新生され，それ以上の分化を行なわず，未分化のままで越冬したものである。このような越冬細胞には，早材道管へと分化して行く細胞と(Fig. 2の2のr)第1の師管群へと分化する細胞(Fig. 2の2のS-1)とが含まれている。早材道管へと分化する細胞が越冬細胞であったことは非常に注目し得ると考えられる。なお，数種の環孔材でも，このような越冬細胞が道管へと分化して行く場合のあることはすでに報告してある⁷¹⁾。また，師部繊維へと分化する細胞は，第1の師管群の半径径の拡大によって，初

Fig. 2. Schematic diagram of the seasonal sequence of the radial growth in Hari-giri, *Kalopanax pictus*.

- 1; at the early of Apr. (dormancy)
- 2; at the late of Apr.
- 3; at the middle of May
- 4; at the early of July
- 5; at the early of Nov.
- 6; at the late of Oct. (dormancy)

c; cambium, v; differentiating earlywood vessel, mv; mature earlywood vessel, lv; differentiating latewood vessel, mlv; mature latewood vessel, s'-2; second group of sieve tubes in the previous year, s-1; first group of sieve tubes in the current year, s-2; second group of sieve tubes in the current year, p'; phloem parenchyma cell in the previous year, p; phloem parenchyma cell in the current year, i; intercellular space in the phloem parenchyma cell, f; differentiating phloem fiber, mf; mature phloem fiber, cs; crushed sieve tube, b; boundary of the previous year's growth ring.



めてその存在が確認される (Fig. 2の2のf)。しかしながら，それ自体の分化は認められず，師管の拡大による形成層からの分離で初めて識別される。その分離以前には師部細胞の新生のための細胞分裂は見られない。したがって，この師部繊維も前年度に新生され，未分化のまま越冬した細胞であると考えられる。このような第1の師管群の拡大の結果，前年度の第2の師管群中の細胞は半径方向にしだいに押しつぶされる (Fig. 2の2のcs)。このように押しつぶされた師管群は接線方向に連続して見出される。したがって 師部中に生長層を求める場合には，この押しつぶされた師管群によるべきであると考えられる。

早材道管の径の拡大は急激に進行する。それはまず接線方向へ拡大するので，その横断面は楕円形になる。次いで半径方向へ拡大し，ほぼ円形になる (Fig. 2の4)。その径の拡大は5月下旬から6月上旬までには完了してしまう。このような急激で著しい径の拡大のためには，その拡大が行なわれるスペースが必要である。このスペースは，拡大しつつある早材道管に起因する圧力で得られるのか，あるいは周囲の細胞などの移動によって他動的に与えられるのか，または両方なのか判然とはしないが，ここでは一応，早材道管自体の拡大力によると考えておくことにする。また，分化中の道管が存在する半径方向細胞列中での細胞分裂頻度が減少し，一方，それとは無関係な細胞列での頻度が増加することによって，両列での新生細胞数の差違がそのスペースを提供するとも考えられているが，実際にハリギリで分裂頻度を測定してみたが，両者にはそれに見合うだけの相違は見出されなかった。拡大にともなうスペースの問題は未解決ではあるが，早材道管の拡大によって周囲の細胞は著しく影響を受ける。すなわち，著しい拡大によって，周囲の細胞の一部のものはそれ本来の位置を変えたり，時には押しつぶされてしまったりする。

一方，早材道管の拡大中にも，師部側では，第1の師管群の分化は継続している。その群中には師管の他に，伴細胞や単独の師部柔細胞 (Fig. 2の3, 4のS-1中の扁平細胞)も同時に分化して来る。分化が進むにつれ，師管の原形質は変質し，Slime物質が新たに生じ，一方その核は消失する。これらの変化によって，光合成産物の輸送に適するようになる。また，師管の壁層は幾分は厚くなるが，その壁は仮道管などのような2次壁の形成はなく，木化も行なわれない。

早材道管の分化は6月中に終了し，成熟する (Fig. 2の4のmv)。その2次壁形成や木化がほとんど終了した頃に，1次壁のままであった末端壁上に，小孔が多数出現し，互いに連合して大きな穴になり，ついには末端壁は消失してしまう。すなわち，穿孔 (ハリギリの早材道管は単穿孔である) がなされ，各道管要素細胞は軸方向に連続した管になり本来の意味での道管が形作られる。穿孔がなされる頃には，道管要素細胞中の原形質は消失し，その内腔は空洞になる。早材道管の2次壁形成や木化はその周囲の細胞よりもかなり速く進行する。それについて，道管に隣接している細胞の2次壁形成・木化が始まる (Fig. 2の4)。その後，道管に付随しない細胞の2次壁形成・木化が始まるが，それは年輪界側のものから順次に進行する。

したがって、春期には、まず早材道管とそれに付随している細胞だけが成熟し、その結果その周囲の未成熟な細胞群の中に孤立して存在する。このように非常に速く成熟した早材道管の出現時と、葉の開く時期とはほとんど一致し、その一致はあたかも道管の通水機能を強調するかのようである。したがって、他の環孔樹種でも良く知られているように、ハリギリについても、葉の開く時をもって、その材中の道管の成熟時をほぼ推定できる。

早材道管が成熟し、孔圏外の細胞の分化が始まっている7月上旬頃から、師部柔細胞群の分化の開始が見られるようになる (Fig. 2の4のD)。師部柔細胞群中の個々の柔細胞の径の拡大はあまり顕著ではない。したがって、隣接する形成層細胞と区別することは容易ではなく、個々の柔細胞の分化の開始時を正確に知ることはできなかつた。しかしながら、この頃から、その柔細胞群中に細胞間隙 (Fig. 2の4のi) が形成され始めるので、これ以降は師部柔細胞群を識別することは容易になる。この細胞間隙の出現をもって師部柔細胞の群としての分化が始まるものとみなした。なお、この細胞間隙は、柔細胞の離生によって形成されるが、軸方向には短かく、その全体像は袋状である。

また、この頃から、春先に第1の師管群の分化開始によって形成層から分離されていた師部繊維の分化が始まる (Fig. 2の4のf)。各細胞は径を拡大し始め、それまでの整然とした配列はかなり乱れる。径の拡大により、それまでは扁平であったものが円形の断面を示すようになる (Fig. 2の5-1のf)。その後、2次壁の形成、それに引き続く木化の進行が認められたが、その2次壁形成と木化は群中の外方 (樹皮側) にあるものから内方 (形成層側) のものへと進行して行く。

その後は、孔圏外の木部細胞が順次分化・成熟して行き、その中には晩材道管が波状的に形成される (Fig. 2の4のlv)。7月中旬以降になると、第2の師管群の分化が始まる (Fig. 2の5-1のS-2)。それを構成する師管の径は、第1の師管群中のものに比べ小さく、その数も少ない。師管とともに、伴細胞や柔細胞も同時に形成されて来る点は第1の師管群の場合と同じである。早材道管が成熟し、孔圏外の細胞が分化を始める時期とほとんど同じ頃に、小径で晩材的な師管群が形成されると言う現象は、形成層活動の変化が木部、師部両面に具現したものと考えられ、非常に興味深い点である。なお、師部繊維の分化 (2次壁形成と木化) はまだ継続しており、その成熟には9月一杯かかる。

ハリギリの形成層活動は10月中旬頃には終了してしまい (Fig. 2の6-1)、木部・師部の各構成細胞はほとんどが成熟してしまう (Fig. 2の6-2)。形成層細胞の壁は厚くなり、その内容物も濃密になり、典型的な休止期の状態を示す。ただし、その扁平な形成層細胞の他に、翌春に師部繊維や第1の師管群あるいは早材道管へと分化を始める未分化のままの細胞も隣接して存在する。したがって、一見すると形成層細胞が非常に数多く存在しているかのように見えるが、それには未分化のまま越冬する各種の細胞が含まれていると言う点を注意しなければならない。師部繊維の分化も終了し、その2次壁は同心円状に配向した多数のラメラを有し、その

内腔はこの厚い2次壁でほとんど埋めつくされてしまう。また、その壁は強く木化しており、他の師部構成細胞は成熟時でも未木化である点と著しい対照をなす。一方、第1・第2の師管群中の師管、伴細胞、柔細胞の細胞内容物は消失してしまい、空洞になる。すなわち、それらの細胞は死んでしまい、もはや同化物の輸送機能を果さなくなる。したがって、ハリギリの場合の師管の輸送能力は、それが新生された生長期だけに限られると考えられる。他方、師部柔細胞群中の柔細胞にはそのような変化は認められず、むしろ新たにデンプン粒の蓄積が見られる。それ故、これらの柔細胞は翌年以降も生き続け、貯蔵機能を果し続けるものと考えられる。

以上のような定性的な形成経過を経て、ハリギリの木部と師部は形成される。しかしながら、形成層に由来する肥大生長に関しては、ここで取り扱われなかった点が多く残っている。今後は、ここでは不明のままであった、木部の晩材（孔圏外）形成経過、また放射組織の形成経過などの点について明らかにして行かなければならないと考えられる。

第III章 木部細胞の新生と分化

樹木の木部形成、さらに師部形成をも含めた肥大生長の季節的経過を一つの流れにたとえれば、以下で述べるのはその流れの一断面であるに過ぎない。各断面、すなわち個々の細胞の分化経過を明らかにすることと、それらが集合あるいは統合されたものとしてのその流れ全体の経過を把握することの間には相当の隔りがあり、両者を直接的に結びつけることは決して容易ではないと考えられる。しかしながら、各断面についての詳細な理解を積み重ねることも、全体の流れを把握する上からは重要であると思われる。そのような点から、ここでは、全体の流れのなかの一断面について記すことにする。

前述したように、各断面とは新生された個々の細胞が種々の分化段階を経て成熟して行く過程である。それらは通常、4つの段階に分けて説明されることが多いが、互いに重なりあって同時に進行するので実際的にはそれらを厳密に区分することは容易ではない。しかしながら一応、4つの段階を示すと、まず形成層での細胞分裂による新細胞の誕生、ついでその大きさが増す表面生長、次にその壁が肥厚する2次壁形成、最後にリグニンの沈着がなされる木化、の各段階である。したがって、個々の細胞の分化経過を理解するには、これらの4段階それぞれについて詳細に研究しなければならない。そう言う点からは不十分ではあるが、ここでは、その内の最初の新生の段階と、最後の木化の段階だけについて述べることにする。このように限られた研究ではあるが、カラマツ仮道管についての新生様式⁷³⁾とその木化経過^{64,78,79)}については貴重な情報が得られたと考えられる。

第1節 新生様式

カラマツ形成層の休止期から生長期への移行時期を主に研究し、その細胞分裂時の接線壁の厚さの相違に注目し、細胞新生のパターンを調べ、一つの模式図に取りまとめ得た。それがFig. 3の横断面での模式図である。図の下方の数字は、休止期から分裂再開以降の時間的経過

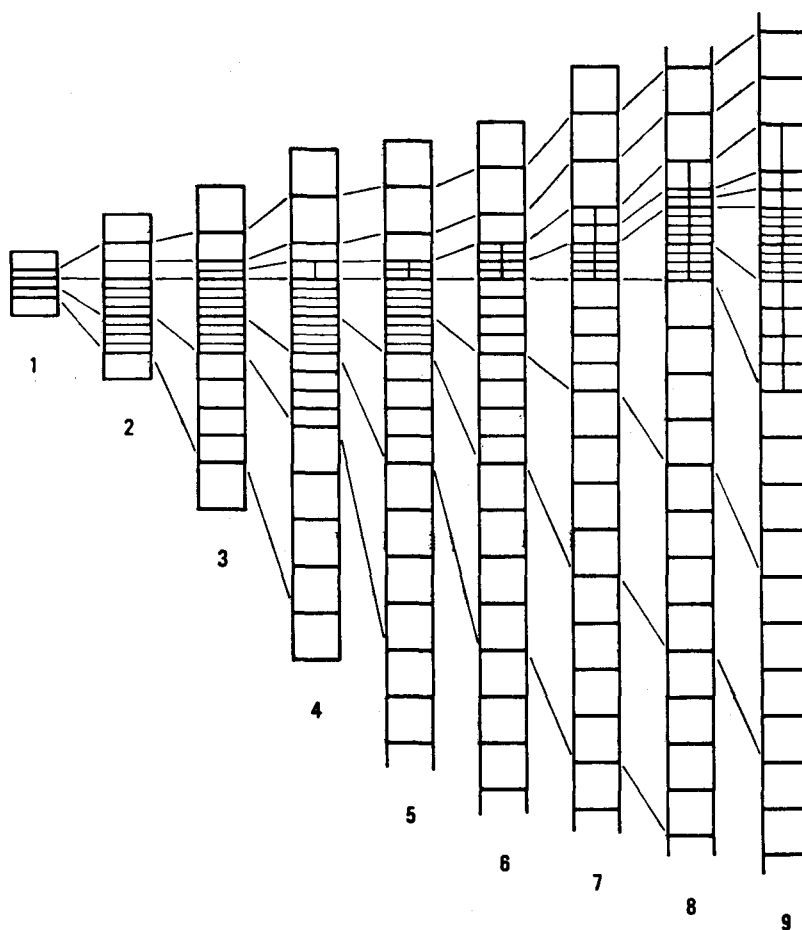


Fig. 3. Schematic diagram of the pattern of the cambial cell divisions and the differentiation of the newly formed cells.

を段階的に示したものである。下方は木部側を、上方は師部側である。また、分裂様式を理解し易くするために、各段階は形成層の位置で揃えてあるが、本来的には図中の下方にあるはずの前年度の晩材最終部を基準とすべきものであろう。

第1段階は、休止期の形成層であり、接線方向に扁平な形成層細胞が3個、その両側にその半径径が幾分拡大した細胞が1個ずつ描れている。なお、後者は未分化のまま越冬した細胞である。第2段階は、細胞分裂開始直後であり、木部側のものと中央部のものとは4個に分割する。一方師部側のものは2個に分割する。また未分化の越冬細胞はただちに半径径を拡大する。第3段階では、中央部のものはさらに8個に分割する。他方、それよりも木部側のものは、径の拡大を始める。また、2分割した師部側のものの一方は再び2分割し、もう一方は分化を始める。第4段階では、8分割したもののうちの4個はさらに分割して再び8個になる。なお、この段階で擬横分裂が生じるとしているが、それは師部側のものである。第5段階では、

再び8個に分割しているものがある。また擬横分裂をしたものはその後並層分裂を行ない、2個になる。第6段階では、8個のうちの木部側の4個が分化を始め、一方師部側の4個も分化を始める。また、擬横分裂したものは4個に増加している。第7段階では、擬横分裂後4個になった細胞のうちの木部側の2個はさらに4個に分割する。師部側の2個は幾分半径径が増し、次の分裂の準備段階である。第8段階では、4個のものが8個になり、師部側のものも2個になっている。第9段階では基本的には第4段階と同じ状態になる。

以上が模式図についてのおおまかな説明であるが、それによれば、カラマツ形成層はきわめて分裂能力の高い4個の形成層細胞を基本単位としていると言える。これら4個の細胞の分裂能力はまったく同じで、4個はほぼ同時に分裂して8個になる。その時点のその樹木の生長の活性の程度に応じて、再び分割して12個あるいはそれ以上になることもある。そのようにして、新生された8個のうちの木部側の4個から分化段階に入り、残りの4個は再度8個になる。このような繰返しによって木部細胞(仮道管)の数は増加して行くと考えられる。また、しばしば論議される、木部と師部の境界であるいわゆる“イニシャル”の存否についての確証は得られなかったが、分裂能列の高い4個の細胞の師部側に位置する2個の細胞が重要であると考えられる。図中ではそれらに擬横分裂を生じさせ、一応いわゆる“イニシャル”である可能性を示している。しかし、この図では“イニシャル”の交替があることを想定し、常に1個の細胞が“イニシャル”であり続けることはないとの仮定に立っている。この点についてはさらに研究を進める必要があるが、カラマツの細胞新生のパターンはFig. 3の模式図に近いものと考えられる。

第2節 木 化

分化の最終段階と見なされている壁中へのリグニンの沈着経過を研究するには染色法によることが多かった。しかし、最近では紫外線顕微鏡の発達により、その経過はかなり明らかにされつつある。ここでは、その紫外線顕微鏡を用いて、カラマツ仮道管の木化経過を調べた結果を示す。一生長期にわたって、継続的に試料を採取し、紫外線顕微鏡での写真撮影を行ない、壁中へのリグニンの沈着の経過を追求した結果である⁷⁹⁾。

新生された仮道管が分化を始め、表面生長の終了の頃に、その1次壁上に2次壁の最外層であるS-1層が沈着を始める。そのようなS-1層が形成し始めた仮道管の横断面を偏光顕微鏡で観察すると、そのS-1層は複屈折を示すので、S-1層の存在を確認することができる。そのような複屈折を示した仮道管で初めて紫外線吸収が点状に認められる。それは、その仮道管のコーナー部の細胞間層(菱形をしていることが多い)と、半径壁あるいは接線壁の細胞間層とが出会った点である。したがって、最初のリグニン沈着は、細胞間層上の一点において始まる。一つの仮道管には、上述のような接触点は複数個あるが、通常はそれらの複数の部位で同時に紫外線吸収が認められる。しかしながら、その仮道管がその半径壁部で放射組織と直接接しているような場合には、放射組織側のコーナー部の方が、それと反対のものよりも早くに木化を始める。また、時にはその有縁壁孔縁の方が上述のコーナー部よりも早くに木化している

こともある。なお、木化を始めた仮道管が初めて出現する位置は、春期の分化の盛んな時期には形成層からかなりの距離(細胞数)で認められ、分化の衰退した秋期には形成層の極く近くのものでもリグニンの沈着開始が認められる。しかし、個々の仮道管での木化の開始部位は、季節には関係なくまったく同じである。

木化が開始された後は、まず細胞間層中へ進み、ついで2次壁中へと求心的にリグニンの沈着が進んで行く。壁中へのリグニンの沈着経過を明らかにするために、その紫外線顕微鏡写真フィルムをマイクロデンストメーターを用い、その濃度測定を行なった。紫外線吸収濃度曲線によれば、細胞間層部が高く、内腔側へ行くにつれ低い吸収値であることが示され、リグニンの沈着が外方から内方へかけて進行することが明らかである。しかし、その壁中の各部位での最終リグニン量が初めから沈着するのではなく、しだいにその量が増加して行き、最終段階になって初めて各部位の最終リグニン量になる。このようにして木化の完了した仮道管の2次層中のリグニン量はほぼ均一であり、細胞間層中が最も高い吸収を示す。ただし、S-1層とS-3層の吸収の程度については、それらがきわめて薄いため紫外線吸収濃度分析が容易でなく、明確な結論を出すには至っていない。特に、S-3層の場合は光学的人偽像の影響があり、紫外線顕微鏡法のみで結論することは難しいように思われる。

第IV章 定量的経過の研究手法の開発

第II第III章でのすべての研究は、樹幹から定期的に試料を打ち抜くことによって行なわれた。木部形成に関する形態学的あるいは細胞学的研究の場合には、このような打ち抜き試料によることが最も多く、また適した研究手法であると考えられる。しかしながら、この試料採取法の性質上、各試料の採取部位はすべて異なり、同一部位の試料は二度と入手できない。したがって、生長経過を定量的に追求する場合には、試料毎の生長量が異なることが多く、それらをまとめて一つの連続した生長経過としてとらえることが難しくなることがしばしば生じる。または、一つの経過にまとめることができたとしても、それが本来の生長経過を定量的に示しているのかどうか非常に慎重な配慮が必要になる。さらに、このような試料打ち抜きによって、樹幹には当然のことながら傷が残り、その樹木の生長に影響を与えないとは言い切れない。また、そのような傷によって、材の利用に対する面にも問題を残すことになる。

生育条件によって、木部形成の定量的経過は大きく影響されるとは言え、その経過を知ることには実際的な林業分野に対してきわめて有益であると考えられる。そのような観点から、刺針法などによる材中への印づけが試みられているが、形成層を傷つけ、それによって形成される傷害組織を印づけとする点、またその傷害部が極く限られた範囲にしか出現せず、それを確認することがしばしば容易でない点などの問題があり、まだ十分な印づけ法とは言えないようである。

そこで、電気的刺激による材中への印づけ法と言う、まったく新しい手法の開発を試みた。

その結果，トドマツ⁷⁴⁾，ハンノキとクスノキ⁷⁶⁾，ヒルギダマシ⁶⁶⁾でその可能性が示され，印づけられる細胞の刺激時での分化状態についてもカラマツで調べられた⁷⁷⁾。なお，ここで言う電気的刺激とは，電圧または電流の強さ，通電時間，2つの電極間の距離などの要因を一括したものである (Fig. 4)。

トドマツ，クスノキ，ハンノキ，ヒルギダマシで，この電気的刺激の結果，分化が停止し，そのまま死んでしまった細胞，その上さらに押しつぶされてしまった細胞，異常な形状に分化した細胞，などの種々の状態の細胞が出現した。また，細胞内腔中に沈着物が集積している細胞も見られた。これらの影響は細胞の種類を問わず，仮道管，道管，木繊維，柔細胞，放射組織のいずれにも見出される。このような種々の影響のうちで，材中への印づけとしては，押しつぶされた細胞が最も適していると考えられる。押しつぶされた細胞は接線方向

に連続し，巨視的には一つの線を形作るので，材中へ任意の時点を押づけるのに好都合であると考えられる。

押しつぶされた細胞が，刺激時にどのような状態であったのかも明らかになった。それは，2次壁形成開始直後のものであり，そのほとんどはS-2層の沈着を始めていた。しかし，S-1層だけのものも認められたので，壁形成の状態については電顕による研究でさらに明らかにしなければならない。また，その木化は，細胞間層全周にわたって進行した後の段階であった。したがって，押しつぶされた細胞は，明らかに分化段階中のものであり，形成層細胞ではない。

通常，印づけは形成層細胞になされることが，その目的からみて最も好都合であると考えられる。その点から言えば，電気的刺激によって印づけされるのは，分化中の細胞であり，印づけとしては不十分さが残る。しかしながら，分化中とは言え，印づけされる細胞の分化段階が正確に把握されてさえいれば，印づけとして実用に供し得ることは十分に可能である。また，刺針法のように形成層を直接傷つけることのない点は，その後の細胞分裂が正常に継続されることが期待でき，逆に大きな長所になると考えられる。さらには，刺激の影響の現われ方は非常に速く，24時間後にすでに押しつぶされた細胞の出現が見られる点も，印づけとしての時間

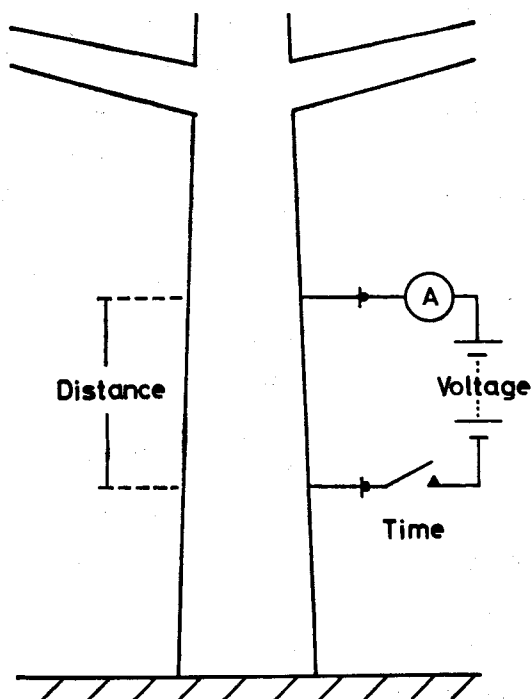


Fig. 4. Schematic diagram of the application of electrical stimulation to tree stem.

A; ammeter, voltage; direct current from dry battery, distance; 5 cm in the most cases, time; 5 seconds in the most cases.

的厳密さと言うことから優れたところである。

以上のように、電気的刺激による印づけ法の実用へむけての可能性はある程度示され、またその長所も幾つか認められた。しかしながら、この方法はまだ十分に確立されたものではない。たとえば、印づけとして最適な押しつぶされた細胞の出現理由は判然とはしていない。通電により発生するジュール熱がその主要な原因であると推定することはできるが、その確証はまだ得ていない。また、最も効果的に押しつぶされた細胞を出現させる刺激条件もまだ明らかではない。したがって、今後さらに多くの研究を進める必要があると考えられる。その結果、この方法が十分に実用に供し得るようになれば、木部形成の季節的経過を定量的に知るために大きく貢献するものと期待される。

第VI章 総合考察

本研究は、樹木の木部形成の季節的経過を明らかにしようとして進められた一連の研究結果を総括的に取りまとめたものである。第I章では、これまでの木部形成に関する研究を概説的に示した。その結果、最近では季節的経過の中の一断面についての精細な研究が多くなされているものの、その全体的な流れを把握しようとする研究は少なく、したがって、精細な研究成果を踏えた上で、全体的な流れを再度理解することが必要であると考えられた。

第II章では、カラマツとハリギリの木部形成経過の季節的経過、すなわち年輪形成経過を明らかにするとともに、その師部の形成経過についても明らかにした。以上の経過をそれぞれ別々に理解しただけでは、全体的な流れの把握には不十分と考えられたので、それらを取りまとめ、模式図を作成した。その結果、形成層に由来する肥大生長経過を総合的に理解することができた。カラマツとハリギリについて、このような模式図を示すことができたが、この経過は定量的な経過（細胞の数やその幅の増加経過）に比べ、各樹木の生育条件による影響は比較的少ないと考えられる。それ故、ここで模式的に示された経過は、両樹種の一般的な肥大生長経過を定性的に示すものと考えられる。

このような成果が得られたものの、残された問題は幾つかある。たとえば、ここで得られた結果は、樹幹の胸高部付近から打ち抜かれた試料だけによっている。巨大な樹木から見れば、それは極く限られた部分からの情報であるに過ぎない。このような局所的な知見を基にして、巨大な樹幹全体の木部形成経過を推定することは大胆であり過ぎると言えなくもない。その樹体全体を考える時、たとえばその樹冠部とその下方部とでは、その木部の材質は明らかに異なっており、したがってその形成経過もかなり異なると考えるのが妥当であろう。それ故、本研究で行なわれたような研究が、今後は樹体全体にわたって追求される必要があるだろう。その際には、本研究のような試料採取法だけで巨大な樹体全体の形成経過を追求することが可能かどうか、十分に検討されなければならないと考えられる。第IV章で述べたような新しい研究手法の導入を考えねばならないであろう。

第 III 章では、第 II 章で示した全体的な流れの中の一断面について明らかにした。カラマツ仮道管の新生されるパターンを模式的に示し、その木化の進み方についても紫外線顕微鏡的に明らかにした。すでに繰返し述べて来たように、ここでの成果は、季節的経過を直接的に示すものではなく、むしろ季節的な要因を省略した局面での新生・分化の経過である。しかしながら、細胞個々の新生や木化の経過が累積したものが全体的な流れであることを考えれば、個々の細胞の新生・分化の経過を明らかにすることは非常に重要である。そのような意味からも、本研究では行なわれなかった表面生長や 2 次壁形成についての研究が必要であり、これらの段階が欠如していることは本研究の最も不十分な点である。以上のように満足のいかなかった点があるとは言え、ここでの成果は、最近の電子顕微鏡レベルでの極めて精細な研究成果と、形成の全体的な流れという総括的な経過とを結びつけ得る中間的な立場にあると考えられる。したがって、今後とも大いに研究しなければならない研究分野であろう。

第 IV 章は、それ以前の章で示した成果とは幾分趣きが異なるように思われるかも知れない成果を示した。しかしながら、前述したように、季節的経過を巨大な樹体全体にわたって追求しようとする場合に、これまでのような試料採取法だけで実際に追求可能かどうか、かなり疑問が生ずる。また、樹幹の同一部位での木部形成経過を継続的に追求することも重要であるように考えられる。このような点から、電気的刺激と言うまったく新しい印づけ法の開発を試みその可能性はある程度示唆し得た。ただし、この手法はまだ十分には確立していない。それ故、今後はこの手法の確立を急ぎ、実際の木部形成経過を追求してみなければならないと考えられる。したがって、第 IV 章は本論文にとって幾分異質であると見られるかも知れないが、その究極的な目的が木部形成経過の解明にある以上、異質と見なすのは早計に過ぎよう。むしろ、第 IV 章での成果は、今後の本研究の一つの発展方向を指し示すものと考えられる。

結 語

本研究は、カラマツとハリギリの木部形成の季節的経過を明らかにしようとして進められた。その結果、かなりの程度までその目的は達成され得たと考えられるが、そのすべてが解明された訳ではなく、今後の研究に待たねばならない点も幾つか残されている。また、この種の研究のための新しい手法の可能性も示され、今後の研究の一つの方向も示された。

緒言でも述べたように、木部形成の季節的経過を明らかにすることは、木部形成に関する多種多様な多数の研究にとっての最も基礎的な情報を提供することであり、また林木育種などのきわめて実用的な面に対しても貴重な情報を与えることになろう。そのような意味からも、本研究のような研究が多くの樹種、多くの産地で盛んに進められることが望まれる。本研究が、そのような点での第一歩となり得れば、筆者望外の喜びである。

謝 辞

本論文は、筆者が北海道大学農学研究科に在籍中から現在に至るまでの間に行なった研究を取りまとめたものである。その間、北海道大学農学部名誉教授 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 深沢和三博士には常に有益な助言と教示を賜った。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。また、北海道大学農学部附属演習林の各位には、試料採取に際し、多大の協力を戴いた。さらには、北海道大学農学部林産学科木材理学教室の大学院生と学生諸氏には多くの協力を戴いた。

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) BAIRD, W. M. *et al.* (1974): Development and composition of the warty layer in balsam fir., *Wood Fiber*, 6: 114-125.
- 2) BALATINECZ, J. J. and FARRAR, J. L. (1966): Pattern of renewed cambial activity in relation to exogenous auxin in detached woody shoots., *Can. J. Bot.*, 44: 1108-1110.
- 3) BANNAN, M. W. (1957): The structure and growth of the cambium., *TAPPI.*, 40: 220-225.
- 4) BANNAN, M. W. (1968): Anticlinal divisions and the organization of conifer cambium., *Bot. Gaz.*, 129: 107-113.
- 5) BANNAN, M. W. and BAYLY, I. L. (1956): Cell size and survival in conifer cambium., *Can. J. Bot.*, 34: 769-776.
- 6) BARNETT, J. R. (1971): Winter activity in the cambium of *Pinus radiata*., *New Zealand J. For. Sci.*, 1: 208-222.
- 7) BARNETT, J. R. (1973): Seasonal variation in ultrastructure of the cambium in New Zealand grown *Pinus radiata* D. DON., *Ann. Bot.*, 37: 1005-1011.
- 8) BARNETT, J. R. (1977): Tracheid differentiation in *Pinus radiata*., *Wood Sci. Technol.*, 11: 83-92.
- 9) BARNETT, J. R. and HARRIS, J. M. (1975): Early stages of bordered pit formation in radiata pine., *Wood Sci. Technol.*, 9: 233-241.
- 10) BENTUM, A. L. K., *et al.* (1969): Distribution of lignin in normal and tension wood., *Wood Sci. Technol.*, 3: 218-231.
- 11) BERLYN, G. P. (1970): Ultrastructural and molecular concepts of cell-wall formation., *Wood Fiber*, 2: 169-227.
- 12) BERLYN, G. P. and MARK, R. E. (1965): Lignin distribution in wood cell walls., *F.P.J.*, 3: 140-141.
- 13) BLAND, D. E. and HILLIS, W. E. (1969): Microspectrophotometric investigation of lignin and polyphenol distribution in wood sections., *Appita.*, 23: 204-210.
- 14) BORMANN, F. H. and KOZLOWSKI, T. T. (1962): Measurements of tree growth with dial gage dendrometers and vernier tree ring bands., *Ecology*, 43: 289-294.
- 15) BROWN, C. L. (1964): The influence of external pressure on the differentiation of cells and tissues cultured in vitro., *see 192*), 389-404.
- 16) BROWN, C. L. and SAX, K. (1962): The influence of pressure on the differentiation of secondary tissues., *Amer. J. Bot.*, 49: 683-691.
- 17) BROWN, C. L., *et al.* (1947): The dial gage dendrometer as a tool in silvicultural research., *J. For.*, 45: 102-104.

- 18) BROWN, H. P. (1912): Growth studies in forest trees. I, *Pinus rigida* MILL., Bot. Gaz., 54: 386-403.
- 19) BROWN, H. P. (1915): Growth studies in forest trees. II, *Pinus strobus* L., Bot. Gaz., 59: 197-241.
- 20) BUCKHOUT, W. A. (1907): The formation of the annual ring of wood in the European larch and the white pine., For. Quat., 5: 259-267.
- 21) BURGGRAAF, P. D. (1973): On the shape of developing vessel elements in *Fraxinus excelsior* L., Acta Bot. Neerl., 22: 271-278.
- 22) BUTTERFIELD, B. G. (1972): Developmental changes in the vascular cambium of *Aeschynomene hispida* WILLD., New Zealand J. Bot., 10: 373-386.
- 23) BUTTERFIELD, B. G. (1973): Variation in the size of fusiform cambial initials and vessel members in *Hoheria angustifolia* RAOUL., ibid., 11: 394-410.
- 24) BUTTERFIELD, B. G. and MEYLAN, B. A. (1972): Scalariform perforation plate development in *Laurelia Novae-Zelandiae* A. CUNN: A scanning electron microscope study., Aust. J. Bot., 20: 253-259.
- 25) CASPERSON, G. (1961) Über die Bildung von Zellwänden bei Laubhölzern., Zeit. Bot., 49: 289-306.
- 26) CHAFE, S. C. (1974): Cell wall structure in xylem parenchyma of trembling aspen., Protoplasma, 80: 129-147.
- 27) CHAFE, S. C. (1974): Cell wall formation and protective layer development in xylem parenchyma of trembling aspen., Protoplasma, 80: 335-354.
- 28) CHALK, L. (1930): The formation of spring and summer wood in Ash and Douglas fir., Oxford For. Memo., no. 10: 1-47.
- 29) CÔTÉ, W. A. (1965): Cellular Ultrastructure of Woody Plants, ed., Syracuse Univ. Press.
- 30) CÔTÉ, W. A. et al. (1968): Distribution of lignin in normal and compression wood of tamarack., Wood Sci. Technol., 2: 13-37.
- 31) CRONSHAW, J. (1965): Cytoplasmic fine structure and cell wall development in differentiating xylem element., see 29): 99-124.
- 32) CRONSHAW, J. (1965): The organization of cytoplasmic components during the phase of cell wall thickening in differentiating cambial derivatives of *Acer rubrum*., Can. J. Bot., 43: 1401-1407.
- 33) CRONSHAW, J. (1965): The formation of wart structure in tracheid of *Pinus radiata*., Protoplasma, 60: 233-242.
- 34) CRONSHAW, J. and MOREY, P. R. (1968): The effect of plant growth substance on the development of tension wood in horizontally inclined stems of *Acer rubrum* seedling., Protoplasma. 65: 379-391.
- 35) CUMBIE, B. G. (1963): The vascular cambium and xylem development in *Hibiscus Lasiocarpus*., Amer. J. Bot., 50: 944-951.
- 36) CUTTER, E. G. (1971): Plant Anatomy, Edward Arnold.
- 37) CZANINSKI, Y. and CATESSON, A. M. (1969): Localisation Ultrastructural D'Activités Peroxydasique dans les Tissue Conducteurs Végétaux au Cours du Cycle Annuel., J. Microscopie., 8: 875-888.
- 38) DAVIS, J. D. and EVERT, R. F. (1970): Seasonal cycle of phloem development in woody vines., Bot. Gaz., 131: 128-138.
- 39) DERR, W. F. and EVERT, R. F. (1967): The cambium and seasonal development of the phloem in *Robinia pseudoacacia*., Amer. J. Bot., 54: 147-153.
- 40) DIGBY, J. and WAREING, P. F. (1966): The effect of applied growth hormones on cambial division and the differentiation of the cambial derivatives., Ann. Bot., 30: 539-549.

- 41) DIGBY, J. and WAREING, P. F. (1966): The relationship between endogenous hormone levels in the plant and seasonal aspects of cambial activity., *Ann. Bot.*, 30: 607-622.
- 42) DODD, J. D. (1948) On the shapes of cells in the cambial zone of *Pinus sylvestris* L., *Amer. J. Bot.*, 35: 666-682.
- 43) DOLEY, D. and LEYTON, L. (1968): Effects of growth regulating substances and water potential on the development of secondary xylem in *Fraxinus*., *New Phytol.*, 67: 579-594.
- 44) ESAU, K. (1964): *Plant Anatomy.*, 2nd., John Wiley Sons, Inc.
- 45) ESAU, K. (1964): Structure and development of the bark in dicotyledons., see 192): 37-50.
- 46) ESAU, K. (1969): *The Phloem.*, Gebruder Borntraeger.
- 47) EVERT, R. F. (1963): The cambium and seasonal development of the phloem in *Pyrus malus*., *Amer. J. Bot.*, 50: 149-159.
- 48) EVERT, R. F. and KOZLOWSKI, T. T. (1967): Effect of isolation of bark on cambial activity and development of xylem and phloem in trembling aspen., *ibid.*, 54: 1045-1054.
- 49) FAHN, A. (1974): *Plant Anatomy.*, 2nd., Pergamon Press.
- 50) FRASER, D. A. (1952): Initiation of cambial activity in some forest trees in Ontario., *Ecology.*, 33: 259-273.
- 51) FREY-WYSSLING, A., *et al.* (1964): Formation and development of the cell plate., *J. Ultra. Res.*, 10: 422-432.
- 52) GREGORY, R. A. (1971): Cambial activity in Alaskan white spruce. *Amer. J. Bot.*, 58: 160-171.
- 53) GREGORY, R. A. and WILSON, B. F. (1968): A comparison of cambial activity of white spruce in Alaska and New England., *Can. J. Bot.*, 46: 733-734.
- 54) HANSON, H. C. and BRENKE, B. (1926): Seasonal development of growth layers in *Fraxinus campestris* and *Acer saccharium*., *Bot. Gaz.*, 82: 286-305.
- 55) HARADA, H., *et al.* (1976): The development and ultrastructure of pit of parenchyma cells in softwood., *Applied Polymer Sym.*, No. 28: 1239-1253.
- 56) HARKINS, J. M. and OBST, J. R. (1973): Lignification in trees: indication of exclusive peroxidase participation., *Science*, 180: 296-298.
- 57) HARPER, A. G. (1913): Defoliation: its effects upon the growth and structure of the wood of *Larix*., *Ann. Bot.*, 27: 621-642.
- 58) HEJNOWICZ, A. and TOMASZEWSKI, T. (1969): Growth regulators and wood formation in *Pinus silvestris*., *Physiol. Plant.*, 22: 984-992.
- 59) HEPLER, P. K. and FOSKET, D. E. (1971): The role of microtubules in vessel member differentiation in *Coleus*., *Proto.*, 72: 213-236.
- 60) HEPLER, P. K. *et al.* (1972): Cytochemical localization of peroxidase activity in wound vessel members of *Coleus*., *Can. J. Bot.* 50: 977-983.
- 61) HIRAKAWA, Y. and ISHIDA, S. (1981): A SEM study on the layer structure of secondary wall of differentiating tracheids in conifer., *Res. Bull. Coll. Exp. For. Hokkaido Univ.*, 38: 55-72.
- 62) HIRAKAWA, Y. and ISHIDA, S. (1981): A SEM study of layered structure of wall in pit border region between earlywood tracheids in conifer., *ibid.*, 38: 249-263.
- 63) HIRAKAWA, Y. *et al.* (1979): A SEM observation of organelles in the cambial and living xylem cells in Todomatsu., *ibid.*, 36: 459-468.
- 64) 今川一志 (1976): 紫外線顕微鏡の応用—細胞壁の木化を中心に—, 木学会大会要旨集 (第26): 310-311.
- 65) 今川一志 (1977): 紫外線顕微鏡法, 科研費 (総合B) 研究成果報告書: 5-6.
- 66) 今川一志 (1981): ヒルギダマンにおける電氣的刺激によるマーキング法の可能性, 亜熱帯林, 3号: 19-24.
- 67) 今川一志 (1985): カラマツの放射組織の形成に関する研究, 北大農演研報, 42: (1): 133-147.

- 68) IMAGAWA, H. (1981): Study on the seasonal development of the secondary phloem in *Larix leptolepis*, Res. Bull. Coll. Exp. For. Hokkaido Univ., 38: 31-44.
- 69) 今川一志・石田茂雄 (1970): 樹木の木部形成に関する研究 (I), 北大演研報, 27: 373-394.
- 70) 今川一志・石田茂雄 (1972): 樹木の木部形成に関する研究 (II), 北大演研報, 29: 55-72.
- 71) 今川一志・石田茂雄 (1972): 樹木の木部形成に関する研究 (III), 北大演研報, 29: 207-221.
- 72) 今川一志・石田茂雄 (1973): ハリギリの2次師部の発達に関する研究, 北大演研報, 30: 145-162.
- 73) IMAGAWA, H. and ISHIDA, S. (1981): An observation of the cambial cells in *Larix leptolepis* by semi-ultrathin sections., Res. Bull. Coll. Exp. For. Hokkaido Univ., 38: 45-54
- 74) IMAGAWA, H. and ISHIDA, S. (1981): New marking method by electrical stimulation for studying xylem formation (I), *ibid.*, 38: 241-248.
- 75) IMAGAWA, H. and ISHIDA, S. (1982): Preliminary experiment of relation between electrical resistance and state of cells in *Pinus luchuensis* stem., *ibid.*, 39: 127-136.
- 76) IMAGAWA, H. and ISHIDA, S. (1983): New marking method by electron stimulation for studying xylem formation. (II), *ibid.*, 40: 387-395.
- 77) IMAGAWA, H. and ISHIDA, S.: (1983) ditto, (III), *ibid.*, 40: 397-408.
- 78) 今川一志・深沢和三 (1978): リグニンの紫外線顕微鏡法における材抽出成分の影響, 木学誌, 24: 583-586.
- 79) 今川一志・他 (1976): カラマツ仮道管の木化経過に関する研究, 北大演研報, 33: 127-138.
- 80) IMAMURA, Y. and HARADA, H. (1973): Electron microscopic study on the development of the bordered pit in coniferous tracheids., Wood Sci. Technol., 7: 189-205.
- 81) IMPENS, I. I. and SCHALCK, J. S. (1965): A very sensitive electric dendrograph for recording radial changes of a tree., Ecology 46: 183-184.
- 82) ISEBRANDS, J. G. and LARSON, P. R. (1973): Some observations on the cambial zone in cottonwood., IAWA Bull., No. 3: 3-11.
- 83) ITO, M. (1957): The state of the seasonal variation of xylem elements in one growth ring of chestnut-tree (*Chastanea crenata* S. et Z.), Sci. Rep. Fac. Edu. Gifu Univ., 2: 75-79.
- 84) ITOH, T. (1971): On the ultrastructure of dormant and active cambium of conifers., Wood Res., No. 51: 31-45.
- 85) ITOH, T. (1974): Fine structure and formation of cell wall of developing cotton fiber., Wood Res., No. 56: 49-61.
- 86) ITOH, T. (1979): Studies on the structure and growth of primary walls of woody plants., Wood Res., No. 65: 54-110.
- 87) KALDEWEY, H. and VARDAR, Y. (1972): Hormonal Regulation in Plant Growth and Development., Verlag Chemie.
- 88) KENNEDY, R. W. and FARRAR, J. L. (1965): Tracheid development in tilted seedlings., see 29): 419-453.
- 89) KIDWAI, P. and ROBARDS, A. W. (1969): On the ultrastructure of resting cambium of *Fagus sylvatica* L., Planta, 89: 361-368.
- 90) KOZŁOWSKI, T. T. (1962): Tree Growth, The Ronald Press Co.
- 91) KOZŁOWSKI, T. T. (1962): Growth characteristics of forest trees. J. For., 61: 655-662.
- 92) KOZŁOWSKI, T. T. (1971): Growth and Development of Trees, Academic Press.
- 93) KOZŁOWSKI, T. T. and PETERSON, T. A. (1962): Seasonal growth of dominant, intermediate, and suppressed redpine trees., Bot. Gaz., 124: 146-154.
- 94) KOZŁOWSKI, T. T. *et al.* (1962): Daily radial growth of oak in relation to maximum and minimum temperature., Bot. Gaz., 124: 9-17.
- 95) KNUDSON, L. (1913): Observations on the inception, season, duration of cambium development in American larch (*Larix laricina* (Du Roi) Koch.), Bull. Torrey Bot. Club, 40: 271-293.

- 96) KRAMER, P. J. (1964): The role of water in wood formation., see 192); 519-532.
- 97) KRAMER, P. J. and KOZLOWSKI, T. T. (1960): Physiology of Trees., McGraw-Hill Book Co. Inc.
- 98) KRAMER, P. J. and KOZLOWSKI, T. T. (1979): Physiology of Woody Plants. Academic Press.
- 99) LARSON, P. R. (1964): Some indirect effects of environment on wood formation., see, 192): 345-388.
- 100) LARSON, P. R. (1969): Incorporation of C¹⁴ in the developing walls of *Pinus resinosa* tracheids (Earlywood and Latewood), *Holzforschung*, 23: 17-26.
- 101) LAWTON, J. R. and LAWTON, J. R. S. (1971): Seasonal variations in the secondary phloem of some forest trees from Nigeria., *New Phytol.*, 70: 187-196.
- 102) LIESE, W. (1695): The warty layer., see 29); 251-269.
- 103) MACDOUGAL, D. T. (1938): Tree Growth., *Chronica Botanica Co.*
- 104) MEYER, R. W. (1967): Tyloses development in white oak., *F. P. J.*, 17: 50-56.
- 105) MEYER, R. W. and CÔTÉ, W. A. (1968): Formation of the protective layer and its role in tylosis development., *Wood Sci. Technol.*, 2: 84-94.
- 106) MEYLAN, B. A. and BUTTERFIELD, B. G. (1972): Perforation plate development in *Knightia Excelsa* R. B. R.: A scanning electron microscope study., *Aust. J. Bot.*, 20: 79-86.
- 107) MIA, A. J. (1970): Fine structure of active, dormant, and aging cambial cells in *Tilia americana.*, *Wood Sci.*, 3: 34-42.
- 108) MOREY, P. R. and CRONSHAW, J. (1968): Developmental changes in secondary xylem of *Acer rubrum* induced by various auxins and 2, 3, 5-tri-indobenzoic acid., *Protoplasma*, 65: 287-313.
- 109) MOREY, P. R. and CRONSHAW, J. (1968): Developmental changes in secondary xylem of *Acer rubrum* induced by gibberellic acid, various auxins and 2, 3, 5-tri-indobenzoic acid., *ibid.*, 65: 315-326.
- 110) MOREY, P. R. and CRONSHAW, J. (1968): Induction of tension wood by 2, 4-dinitrophenol and auxin., *ibid.*, 65: 393-405.
- 111) MOREY, P. R. and DALL, B. E. (1975): Histological and morphological effects of auxin transport inhibitors on honey mesquite., *Bot. Gaz.*, 136: 247-280.
- 112) MURMANIS, L. (1975): Formation of tyloses in felled *Quercus rubra* L., *Wood Sci. Technol.*, 9: 3-14.
- 113) MURMANIS, L. and SACHS, I. B. (1969): Structure of pit border in *Pinus strobus* L., *Wood Fiber*, 1: 1-17.
- 114) MURMANIS, L. and SACHS, I. B. (1969): Seasonal development of secondary xylem in *Pinus strobus* L., *Wood Sci. Technol.*, 3: 177-193.
- 115) MURMANIS, L. and SACHS, I. B. (1973): Cell wall formation in secondary xylem of *Pinus strobus* L., *Wood Sci. Technol.*, 7: 173-188.
- 116) NAKASHIMA, H. (1924): Über den Einfluss meteorologischer Faktoren auf den Baumzuwachs (I), *J. Coll. Agr. Hokkaido Univ.* 12: 69-264.
- 117) NEČESANÝ, V. (1958): Effect of β -indoleacetic acid on the formation of reaction wood., *Phyton*, 11: 117-127.
- 118) NEČESANÝ, V. (1969): The effect of light deficiency on the formation of secondary xylem., *Wood Sci. Technol.*, 3: 100-108.
- 119) 小田一幸・仲宗根平男 (1978): リュウキュウマツの伸長生長と木部形成, 琉大農学術報告, 25: 631-641.
- 120) 小田一幸・仲宗根平男 (1979): リュウキュウマツの木部形成に関する研究, 琉大農学術報告, 26: 537-546.
- 121) 小谷圭司 (1975): 木材形成の内的調節, 材料, 24: 816-821.

- 122) OHTANI, J. and ISHIDA, S. (1976): A observation on perforation plate differentiation in *Fagus crenata* BL., using scanning electron microscopy., Res. Bull. Coll. Exp. For. Hokkaido Univ., 33: 115-126.
- 123) OKUMURA, S. *et al.* (1976): Thickness variation of the secondary wall layers along a differentiating latewood tracheid in *Pinus densiflora*., Mokuzaï Gakkaishi, 22: 543-54.
- 124) PARAMESWARAN, N. and LIESE, W. (1969): On the formation and fine structure of septate wood fibers of *Ribes sanguineum*., Wood Sci. Technol., 3: 272-286.
- 125) PHELPS, J. E. *et al.* (1974): A note on the structure of morphactin induced wood in two coniferous species., Wood Fiber, 6: 13-17.
- 126) PHELPS, J. E., *et al.* (1977): A note on the formation of compression wood induced by morphactin IT 3456 in *Thuja* shoot., Wood Fiber, 8: 223-227.
- 127) PHIPPS, D. A. and GILBERT, G. E. (1960): An electric dendrograph., Ecology, 41: 389-390.
- 128) PRIESTLEY, J. H. (1930): Studies in the physiology of cambial activity (I), New Phytol., 29: 56-73.
- 129) REINES, M. (1959): The initiation of cambial activity in black cherry., For. Sci., 5: 70-73.
- 130) RICHARDSON, S. D. (1964): The external environment and tracheid size in conifers., see 192),: 367-388.
- 131) ROBARDS, A. W. (1968): On the ultrastructure of differentiating secondary xylem in willow., Protoplasma, 69: 449-467.
- 132) ROBARDS, A. W. *et al.*, (1969): Short-term effects of some chemicals on cambial activity., J. Exp. Bot., 20: 912-920.
- 133) ROBARDS, A. W. and KIDWAI, P. (1969): A comparative study of the ultrastructure of resting and active cambium of *Salix fragilis* L., Planta, 84: 239-249.
- 134) ROBERTS, L. W (1969): The initiation of xylem differentiation. Bot. Rev., 35: 201-250.
- 135) ROBERTS, L. W. and BABA, S. (1968): IAA-induced xylem differentiation in the presence of colchicine., Plant Cell Physiol., 9: 315-321.
- 136) ROBERTS, L. W. and BABA, S. (1968): Effect of proline on wound vessel member formation., *ibid.*, 9: 353-360.
- 137) ROBERTS, L. W. and BABA, S. (1970): Auxin and kinetin interaction during xylem differentiation., Mem. Fac. Kyoto Univ., 3: 1-12.
- 138) ROBNETT, W. E. and MOREY, P. R. (1973): Wood formation in prosopis; effect of 2, 4-D, 2, 4, 5-T and TIBA., Amer. J. Bot., 60: 745-754.
- 139) SANIO, K. (1873): Anatomie der geminen Kiefer (*Pinus silvestris* L.), Jahr. wiss. Bot., 9: 50-126.
- 140) SCHMID, R. and MACHADO, R. D. (1968): Pit membranes in hardwoods-fine structure and development., Protoplasma, 66: 185-204.
- 141) SCOTT, J. A. N. and GORING, D. A. I. (1970): Lignin concentration in the S3 layer of soft wood., Cell. Chem. Technol., 4: 83-93.
- 142) SHELDRAKE, A. R. (1971): Auxin in the cambium and its differentiating derivatives., J. Exp. Bot., 22: 735-740.
- 143) 島地 謙 (1964): トドマツ内樹皮組織の構造と発達, 日林誌, 46: 199-204.
- 144) SHIMAJI, K. and NAGATSUKA, Y. (1971): Pursuit of the time sequence of annual ring formation in Japanese fir (*Abies firma* SIEB, et ZUCC), J. Japan Wood Res. Soc., 17: 122-128.
- 145) SISOON, W. E. Jr. (1968): Cambial divisions in *Pseudotsuga menziesii*., Amer. J. Bot., 55: 923-926.
- 146) SKENE, D. S. (1969): The period of time taken by cambial derivatives to grow and differentiate in to tracheids in *Pinus radiata*., Ann. Bot., 33: 253-262.

- 147) SMITH, F. H. (1967): Effects of balsam wooly aphid infestation on cambial activity in *Abies grandis*, Amer. J. Bot., 54: 1215-23.
- 148) SRIVASTAVA, L. M. (1966): On the fine structure of the cambium of *Fraxinus americana* L., J. Cell Biol., 31: 79-93.
- 149) SRIVASTAVA, L. M. and O'BRIEN, T. P. (1966): On the ultrastructure of cambium and its derivatives (I), Protoplasma, 61: 257-276.
- 150) SRIVASTAVA, L. M. and O'BRIEN, T. P. (1966): On the ultrastructure of cambium and its derivatives. (II), Protoplasma, 61: 277-293.
- 151) STONE, J. E. *et al.* (1971): The ultrastructural distribution of lignin in tracheid cell walls., TAPPI, 54: 1527-1530.
- 152) TAKAMATSU, M. (1928): On the arrangement of cambial cells in some woody plants., Sci. Rep. Tohoku Imp. Univ., 3: 615-624.
- 153) TAKANO, T., *et al.* (1983): Within-a-ring variation of lignin in *Picea glehnii*, by UV microscopic image analysis., Res. Bull. Coll. Exp. For. Hokkaido Univ., 40: 709-722.
- 154) TEPPER, H. B. and HOLLIS, C. A. (1967): Mitotic reactivation of the terminal bud and cambium of white ash., Science, 156: 1635-6.
- 155) THOMAS, R. J. (1968): The development and ultrastructure of the bordered pit membrane in the southern yellow pines., Holzforschung, 22: 38-44.
- 156) THOMAS, R. J. (1970): Origin of bordered pit margo microfibrils. Wood Fiber, 2: 285-288.
- 157) THOMAS, R. J. (1972): The ultrastructure of differentiating and mature bordered pit membranes from cypress (*Taxodium distichum* L. RICH.), Wood Fiber, 4: 87-94.
- 158) TIMELL, T. E. (1979): Formation of compression wood in balsam fir (II), Holzforschung, 33: 181-191.
- 159) TIMELL, T. E. (1980): Formation of compression wood in balsam fir (III), *ibid.*, 34: 5-10.
- 160) TIMELL, T. E. (1980): Organization and ultrastructure of the dormant cambial zone in compression wood of *Picea abies*, Wood Sci. Technol., 14: 161-179.
- 161) TSUDA, M. (1975): The ultrastructure of the vascular cambium and its derivatives in coniferous species, I Cambial cells., Bull. Tokyo Univ. For., No. 67: 158-226.
- 162) TSUDA, M. (1975): The ultrastructure of the vascular cambium and its derivatives in coniferous species, II Xylem cells and phloem parenchyma cells., *ibid.*, No. 68: 25-89.
- 163) TUCKER, C. M. and EVERT, R. F. (1969): Seasonal development of the secondary phloem in *Acer negund.*, Amer. J. Bot., 56: 275-284.
- 164) WAISEL, Y. and FAHN, A. (1965): A radiological method for the determination of cambial activity, Physiol. Plant., 18: 44-46.
- 165) WAISEL, Y. *et al.* (1966): Cambial activity in *Eucalyptus camaldulensis* DEHN., New Phytol., 65: 319-324.
- 166) 瀧田良一他 (1973): アオギリの木部分化過程における道管の発達, 京大演研報, No. 45: 204-216.
- 167) WANGAARD, F. F. (1970): Mechanisms of cell-wall growth in secondary xylem., Wood Fiber, 2: 188-195.
- 168) WARDROP, A. B. (1964): The structure and formation of the cell wall in xylem., *see* 192),: 87-134.
- 169) WARDROP, A. B. (1965): Cellular differentiation in xylem., *see* 29),: 61-97.
- 170) WARDROP, A. B. (1965): The formation and function of reaction wood., *see* 29),: 371-390.
- 171) WARDROP, A. B. (1971): Occurrence and formation in plants, In lignins, SARKANEN K. V., LUDWIG, C. H., ed., Wiley-Interscience: 19-41.
- 172) WARDROP, A. B. (1976): Lignification of the plant cell wall., Appl. Poly. Sym., No. 28: 1041-1063.
- 173) WAREING, P. F. (1951): Growth studies in woody species (IV), Physio. Plant., 4: 546-562.

- 174) WAREING, P. F. (1958): Interaction between indole-acetic acid and gibberellic acid in cambial activity., *Nature*, 181: 1744-5.
- 175) WAREING, P. F. *et al.* (1964): The role of endogenous hormones in cambial activity and xylem differentiation., see 192),: 323-344.
- 176) WAREING, P. F. and ROBERTS, D. L. (1956): Photoperiodic control of cambial activity in *Robinia pseudacacia* L., *New Phytol.*, 55: 356-366.
- 177) WERSHING, H. F. and BAILEY, I. W. (1942): Seedling as experimental material in the study of "Redwood" in conifers., *J. For.*, 40: 411-414.
- 178) WESTING, A. H. (1965): Formation and function of compression wood in gymnosperms., *Bot. Rev.*, 31: 381-480.
- 179) WHITMORE, F. W. and ZAHNER, R. (1967): Evidence for a direct effect of water stress on tracheid cell wall metabolism in pine., *For. Sci.*, 13: 397-400.
- 180) WILSON, B. F. (1964): A model for cell production by the cambium of conifers., see 192),: 19-36.
- 181) WILSON, B. F. (1966): Mitotic activity in the cambial zone of *Pinus strobus*., *Amer. J. Bot.*, 53: 364-372.
- 182) WODZICKI, T. J. (1971): Mechanism of xylem differentiation in *Pinus silvestris* L., *J. Exp. Bot.*, 22: 670-687.
- 183) WOODING, F. B. P. and NORTHCOTE, D. H. (1964): The development of the secondary wall of the xylem in *Acer pseudoplatanus*., *J. Cell. Biol.*, 23: 327-337.
- 184) YAMAGUCHI, K., *et al.* (1980): Compression wood induced by 1-N-Naphthylphthalamic acid (NPA) and IAA transport inhibitor., *Wood Sci. Technol.*, 14: 181-185.
- 185) YATA, S., *et al.* (1970): Formation of perforation plates and bordered pits in differentiating vessel elements., *Wood Res.*, No. 50: 1-11.
- 186) YOUNG, H. E. (1952): Practical limitations of the dial gauge dendrometer., *Ecology*, 33: 568-570.
- 187) YUMOTO, M., *et al.* (1982): Studies on the formation and structure of the compression wood cells induced by artificial inclination in young trees of *Picea glauca* (I), *Res. Bull. Coll. Exp. For. Hokkaido Univ.*, 39: 137-162.
- 188) YUMOTO, M. *et al.* (1982): Studies on the formation and structures of the compression wood cells induced by artificial inclination in young trees of *Picea glauca* (II), *J. Agr. Hokkaido Univ.*, 60: 312-335.
- 189) YUMOTO, M. *et al.* (1982): Studies on the formation and structure of the compression wood cells induced by artificial inclination in young trees of *Picea glauca* (III), *ibid.*, 60: 337-351.
- 190) ZAJACZKOWSKI, S. (1973): Auxin stimulation of cambial activity in *Pinus silvestris* (I), *Physiol. Plant*, 29: 281-287.
- 191) ZASADA, J. C. and ZAHNER, R. (1969): Vessel element development in the earlywood of red oak (*Quercus rubra*), *Can. J. Bot.*, 47: 1965-1971.
- 192) ZIMMERMANN, M. H., (1964): *The Formation of Wood in Forest Trees.*, ed. Academic Press.

Summary

This paper is separated into three parts. The first is the seasonal sequences of the so-called radial growth in *Larix kaempferi* and *Kalopanax pictus*. The second is the differentiating processes, i. e. the pattern of the cell divisions and the lignification. Naturally, the first and the second are very closely related to one another, so that both can not be distinctively sepa-

rated. That is, the seasonal sequences can be regarded as a flow, while the differentiating processes also as a cross section of this flow. However, both were separately explained for convenience in this paper. And the third is the introduction of the new experimental method for studying xylem formation.

The author has carried out a series of studies on the seasonal sequences of xylem and phloem development in *Larix* and *Kalopanax*, and each result has already reported respectively. However, in an actual growth derived from cambium, each seasonal sequence is not independent, but they proceed simultaneously. Therefore, in order to understand the actual growth, these individual sequences should be explained collectively. From such view point, each sequence reported was summarized as follows.

In *Larix kaempferi*, the three seasonal sequences on the accumulation of the newly formed tracheids, the formation of the rays and the development of the phloem were schematically summarized (Fig. 1). In this schematic diagram, the dormant cambium, the initiation of the cell divisions, the differentiation of the earlywood and latewood tracheids and the ray formation in the xylem as well as the development of the sieve cells, the phloem parenchyma cells and the fiber-sclereids in the phloem were graphically shown.

In *Kalopanax pictus*, the seasonal sequences of the maturation of the earlywood vessels and the development of the phloem were also schematically summarized (Fig. 2). In this schematic diagram, the dormant cambium, the initiation of the cell divisions, the differentiation of the earlywood vessels in the xylem as well as the development of the groups of the sieve tubes, the phloem parenchyma cells and the phloem fibers in the phloem were also graphically shown.

In general, because the quantitative sequences such as increasing processes of the cell number are greatly influenced by growth condition, it is considered that the qualitative sequences such as these schematic diagrams can be more generalized than the quantitative ones. Therefore, these schematic diagrams shown in this paper seem to be suitable for general explanations of the radial growth in *Larix* and *Kalopanax*.

In *Larix*, the pattern of the cell divisions for producing the tracheids was also schematically described (Fig. 3). It was eventually apparent that the groups of the four cambial cells were essential for the cell divisions. They were easily distinguished by the differences of the tangential wall thickness. And also in *Larix*, the processes of the lignification into the walls of the tracheids were shown by ultraviolet microscopy. The lignification began in the portions of the intercellular layer, which were located at the points of contact of the intercellular layers of the radial or the tangential walls and the cell corners. And then the walls lignified gradually inward.

For studying xylem formation, new marking method by electrical stimulation was preliminarily examined. This method was applied to several species, i. e. *Abies schalinensis*, *Larix kaempferi*, *Cinnamomum Camphore*, *Alnus japonica* and *Avicennia marina*, and the possibility for practical employment was suggested. Although some types of the influenced cells were occurred in the current growth rings, the radially crushed cells seem to be most suitable for marking because they were aligned tangentially. This method was not fully confirmed experimentally, but it is considered that one of the most attractive directions for study on the xylem formation was hopefully indicated.