

琉球大学学術リポジトリ

リュウキュウマツの木部形成に関する研究(第2報):
生長輪形成の季節的経過(林学科)

メタデータ	言語: 出版者: 琉球大学農学部 公開日: 2008-02-14 キーワード (Ja): キーワード (En): 作成者: 小田, 一幸, 仲宗根, 平男, Oda, KazuYuki, Nakasone, Hirao メールアドレス: 所属:
URL	http://hdl.handle.net/20.500.12000/4177

リュウキュウマツの木部形成に関する研究 (第2報)*

生長輪形成の季節的経過

小田 一幸**、仲宗根 平男**

Kazuyuki ODA and Hirao NAKASONE: Studies on the wood formation in *Pinus luchuensis*. II. Seasonal development of the growth ring

I ま え が き

形成層細胞の分裂、新生細胞の寸法の拡大、二次壁の形成、細胞壁の木化などの過程からなっている木部形成は、樹冠の発達と密接な関係があるとされている。例えば形成層細胞の分裂は、伸長しつつある芽と発達している葉で生産される生長促進物質によって刺激されて起こり¹⁾、新生細胞の大きさは、生長促進物質の季節的レベルによって制御されている³⁾。また、細胞壁の厚さは、樹冠で生産される光合成物質の量と高い相関があると報告されている³⁾。このような関係があるために、樹幹の放射方向には、芽や葉が盛んに発達しているときには薄壁の大径細胞が形成され、芽の伸長が止まり葉が成熟するにつれて厚壁の小径細胞が形成される。さらに、樹幹軸方向には、形成層細胞の分裂は芽の基部から始まって樹幹の根元へ向って拡がり、逆に早材細胞から晩材細胞への移行は樹幹の根元から始まってしだいに上方へ移るという生長のパターンが生じる⁷⁾。したがって、樹木が生長するにつれて、樹幹と生長促進物質や光合成物質の供給源である樹冠との距離が遠くなるので、樹幹の根元と樹冠内では形成層活動や晩材形成の開始時期にずれが起きるとされている。また同様なことが、樹幹と樹冠との距離の短い幼令木と長い成木との間にも推定される。

前報⁴⁾では、リュウキュウマツの幼令木を対象に、シュートの伸長生長と樹幹での木部形成の季節的経過を調べ、シュートの伸長および木部形成は1年間をとおして連続的に行われたことを報告した。しかし、リュウキュウマツの木部形成をより明らかにするためには、上述のような理由から成木についても調査する必要がある。したがって、ここでは20年生、30年生、および補足的に8年生のリュウキュウマツを用いて、それらの胸高付近での生長輪形成の季節的経過を検討した。

II 実 験

1 供試木と試料

沖縄本島北部の琉球大学与那演習林の3つの林分から、普通に生長していると考えられるリュウキュウ

* 前報 (本誌 25 : 631 ~ 641, 1978) を「リュウキュウマツの木部形成に関する研究 (第1報) とする。

** 琉球大学農学部林学科

琉球大学農学部学術報告 26 : 537 ~ 546 (1979)

ウマツをそれぞれ3本づつ選び供試木とした。1つ目の林分の供試木は、前報で用いた供試木と同じ林分のもので、昭和46年1月に直播によって造林された8年生木である。他の林分の供試木は、それぞれ20年生、30年生の成木である。

試料の採取は、昭和53年3月20日から54年3月19日までの一年間にわたって、1ヶ月に1回、これらの供試木の胸高付近から行った。試料の大きさは幅5mm、長さ10mmとし、樹皮をつけたまま当年生の木部がすべて含まれる深さから取り出した。取り出した後はただちにF A Aで固定し、セロイジンとパラフィンで二重包埋した。その後、横断面切片をつくり、ヘマトキシリンとサフラニンで染色し、永久プレパラートとした。

2 観察および測定方法

形成層とその付近には、二次壁を形成しつつある細胞や寸法を拡大している細胞、木部母細胞、形成層始原細胞、師部母細胞などがあり、それらの細胞を個々に識別することは難しい。しかし、偏光顕微鏡を用いて形成層付近の細胞列を観察すると、木部側と師部側で明るく光っている細胞とその間にあって暗くて光らない細胞の3つのグループに分けられる。そこで、このことを利用して形成層付近の細胞を、木部へ分化中の細胞の二次壁形成の開始直前と直後、および師部へ分化中の細胞の二次壁形成の開始直前と直後で区別することにした。そして、二次壁形成開始以降の細胞を木部細胞あるいは師部細胞として取り扱い、木部側の二次形成直前の細胞から形成層をとって師部側の二次壁形成直前の細胞までを一次壁帯細胞として取り扱った。したがって、木部細胞には、二次壁肥厚帯の細胞と成熟した細胞が含まれ、一次壁帯細胞には、形成層帯細胞と木部側と師部側の寸法拡大帯の細胞が含まれることになる。

また、形成層始原細胞だけでなく木部母細胞や師部母細胞も分裂を行うので、個々の分裂がどの細胞で起きたのか識別することは困難である。したがって、分裂の頻度が小さいときには形成層始原細胞の分裂かこれら母細胞の分裂かわからないので、形成層活動という用語は使いにくい。そこで、母細胞の分裂を包含して表すために形成層帯活動という用語を用いることにした。

さて、形成層帯の活動状態と木部細胞の蓄積経過を検討するために、供試木ごとに毎月、前年の生長輪界からの木部細胞数と一次壁帯細胞数を半径方向列に測定した。これらの測定値をもとに、1月当りの細胞分裂の回数や木部細胞の増加数、形成層始原細胞から二次壁形成直前の細胞までの分化に要する時間など生長輪の形成経過を調べた。次に、晩材形成の開始時期を検討するために、毎月形成される木部細胞の形態を観察するとともに、最後(昭和54年3月19日)に採取した試料を用いて生長輪の半径方向列に、木部細胞の接線壁の厚さと内こうの半径を測定した。

III 結果と考察

1 一次壁帯細胞数

Fig. 1に一次壁帯細胞数の季節的変化を示している。一次壁帯細胞数には、前述したように木部側と師部側の寸法拡大帯の細胞も含まれているので、細胞分裂が頻繁に行われても寸法拡大の速度が速ければ、一次壁帯細胞数は増えないし、逆に、分裂の頻度が小さくても寸法拡大に時間がかかれば増える可能性がある。したがって、一次壁帯細胞数そのものは形成層帯活動の一応の指標であって、ただちにその活動状態を示すものではないと考える。しかし、一次壁帯細胞数と木部細胞の合計値は、形成層始原細胞の木部側で起きた細胞分裂の回数を近似的に示すので、形成層帯活動を明らかにするためには一次壁帯細胞数を知る必要がある。

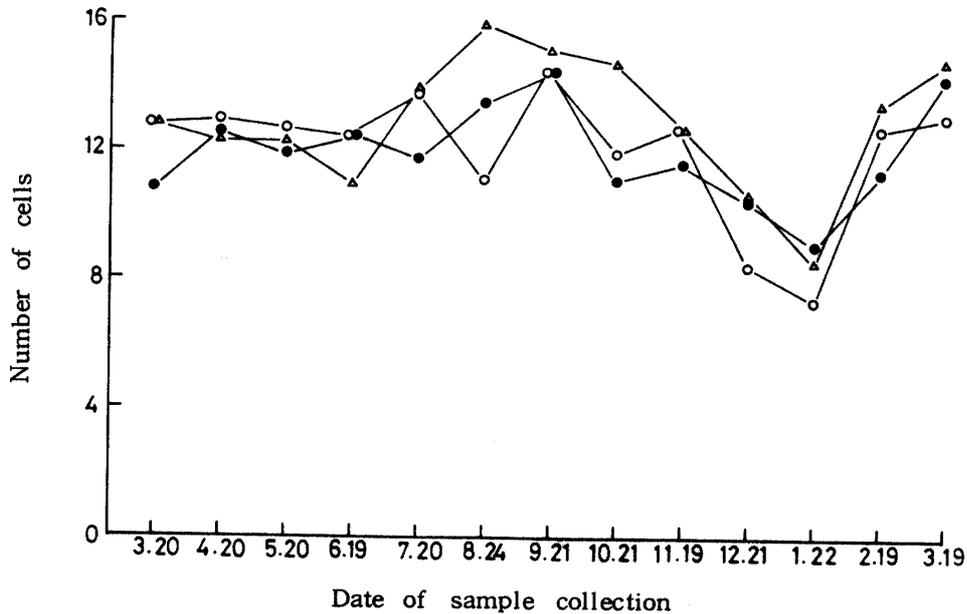


Fig. 1. Seasonal variation of the number of cells in the primary wall zone at the breast height of 8-year-old tree (○), 20-year-old tree (●) and 30-year-old tree (△). Primary wall zone consists of cambial zone and radial growth zones.

Fig. 1によると、細胞数は3月から7月にかけての期間にはあまり増減がないが、30年生木では8月に、8年生および20年生木では9月に最大値を示し、それ以降は各供試木とも減少していった。そして翌年の1月にそれぞれ最小値を示した後、2月には急激に増加して前年の3月から7月ごろとほぼ同じ数になった。しかし、このような変化を全体的にみれば、細胞数は8月か9月にピークに達するものの、12月と1月を除く他の期間よりも2~3細胞多い程度であるので、2月から11月までの期間の一次壁帯細胞数には季節的な傾向がないと解釈することもできる。いずれにしても、一次壁帯細胞数は2月に急激に増加し、そのまま11月まで10~15細胞の範囲内に維持され、12月から減少することがわかった。このことから、形成層帯の活動は12月から1月にかけて緩慢になるか中断し、2月に再び活発になると推定された。

2 木部細胞の形成経過

この実験を開始する1ヶ月前の2月20日の予備調査では、8年生木には今年の生長輪に属する細胞の二次壁形成が始まっているものもあったが、30年生木では一次壁帯細胞数の増加がみられるだけで木部細胞は認められなかった。しかし、3月20日に採取した試料には、すべての供試木に木部細胞が認められ、8年生の供試木では6~9個、20年生木では2~8個、30年生木では2~3個の細胞が形成されていた。したがって、木部細胞の形成(二次壁の形成)は2月下旬か3月上旬ごろから始まったと考えられた。

3月以降の木部細胞数を毎月プロットした曲線は、同一林分の供試木間ではほぼ同じ傾向を示したが、試料採取による誤差のためバラツキがあった。そこで、三項移動平均法を用いて曲線をなめらかにしたが、それでもまだ多少の凹凸が残ったので、三項移動平均法で算出した値を林分ごとに平均した。その結果をFig. 2に示す。

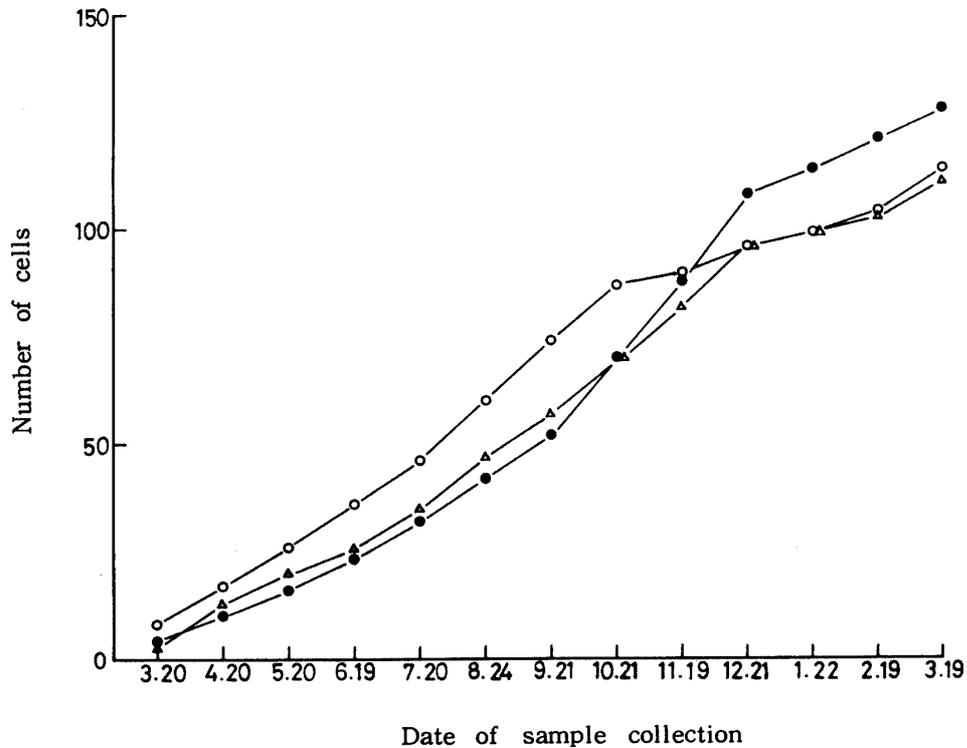


Fig. 2. The number of xylem cells from the start of the new growth ring. Xylem cells consists of secondary wall thickening cells and mature cells. Symbols are the same as those in Fig. 1.

Fig. 2によると、木部細胞数は時間の経過とともに増えていくが、7月から細胞数の増加が速くなるのと同時に、供試木間の増加のしかたに差異がみられた。つまり、8年生木では7月から10月にかけて直線的に増え、10月から緩慢になるのに対して、20年生および30年生木では7月から12月にかけて下に凸の曲線を描きながら増加し、12月から衰えた。このような増えかたの差異は、試料採取の誤差によるものと考えられたが、それぞれ3本ずつの試供木はほとんど同じ傾向を示していたので、幼令木と成木の違いかあるいは立地条件などの違いに原因していると推定された。

各供試木とも木部細胞は1月まで増え続け、1月22日の試料では、それ以降の増加はないようにみえたが、ほとんどの供試木ではまだ二次壁形成が続いていた。2月19日の切片では、生長輪最後の細胞の二次壁形成が終了しているのが認められるとともに、9本の供試木のうち5本に次の生長輪に属する木部細胞が観察され、再び木部細胞の増加が始まった。新たな木部細胞が観察された供試木の内訳は、8年生および30年生木では2本ずつ、20年生木では1本であって、木部細胞の形成は各林分とも同じ時期に始まったと言えよう。したがって、このような木部細胞の形成経過から、リュウキュウマツの生長輪形成は前報の7年生および今回の8年生木と同様に、20年生、30年生の成木でも2月に始まって翌年の2月に終ることが明らかになった。

3 細胞分裂の回数と木部細胞の増加数

Fig. 2の曲線の上にFig. 1を積み重ね、その一例としてFig. 3に示すような図をつくった。

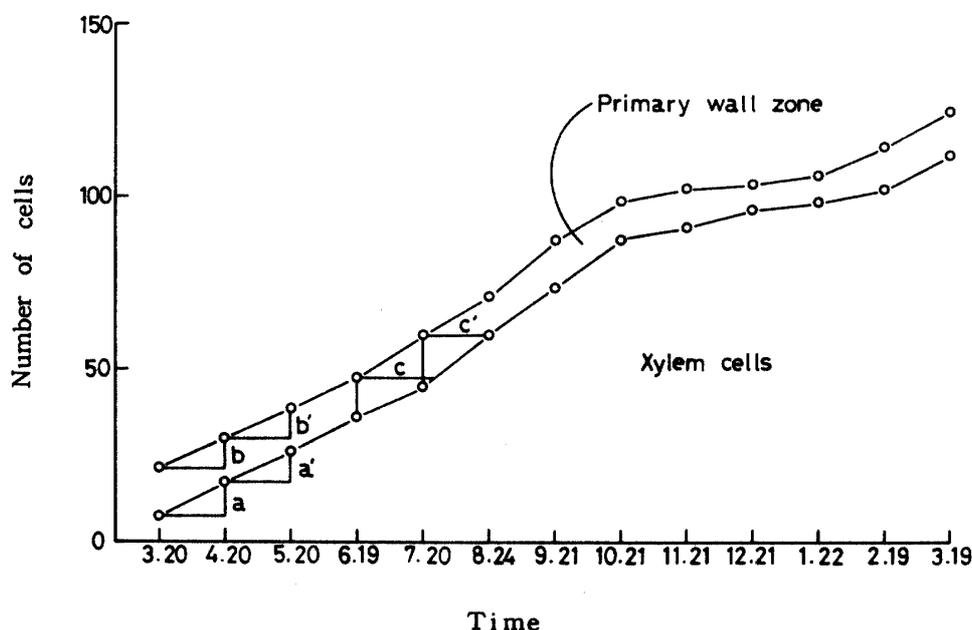


Fig. 3. A graphical representation of the method used to calculate the number of monthly-formed xylem cells (a, a', etc.) and the frequency of cell divisions (b, b', etc.) per month and to calculate the time period of differentiation from cambial initial to secondary wall thickening cell (c, c', etc.).

Fig. 3の下側の曲線は木部細胞数の増加を、上側の曲線は木部細胞数と一次壁帯細胞数の合計値の増加をそれぞれ示している。ところで、形成層始原細胞から師部側の一次壁帯細胞の数にも季節的な変動があると考えられるが、木部細胞が形成される数に較べて師部細胞の数は非常に少ない²⁾ので、師部側の一次壁帯細胞数の増減は小さいと推定される。したがって、Fig. 3の上側の曲線の増加量は近似的に木部側の細胞の増加数を示している。そこで、この二つの曲線を用いて、1ヶ月当りの細胞分裂の回数(b, b', ...)と木部細胞の増加数(a, a', ...)を測定した。Fig. 4に細胞分裂の回数、Fig. 5に木部細胞の増加数の測定結果を示す。

Fig. 4によると、形成層帯の活動は2月ごろから活発になり、8年生木では6月から10月、20年生木では7月から12月、30年生木では6月から12月にかけて最盛期に達し、そのときには1月当り10~18回の細胞分裂が行われるが、その後は急激に衰えた。しかし、形成層帯の活動には緩慢な時期があっても明らかな休止期は認められず、1年間をとおして連続的に細胞分裂が行われた。また、Fig. 2でも示したように、林間で細胞分裂のピークの時期とその持続期間に差異がみられるが、この原因については幼令木と成木の違いかあるいは立地条件などの違いによるものかわからなかった。次にFig. 5についてみると、生長輪形成の初期に多少の時間的なずれはあるが、Fig. 4と同じような傾向を示し、細胞分裂が行われるときには木部細胞も形成されることを示している。

細胞分裂の回数に応じて一次壁帯細胞数も変化すると考えられるが、Fig. 4とFig. 1の傾向はあまり似ていない。むしろ、木部細胞の増加数が分裂の頻度に対応し、Fig. 4とFig. 5はよく似ている。このことは、細胞分裂によって、一次壁帯細胞数は増えるが、ほぼ増えた数だけの細胞が二次壁形成の過程に移ることを意味している。つまり細胞分裂がいったん起きると、新生細胞の寸法の拡大、二次壁

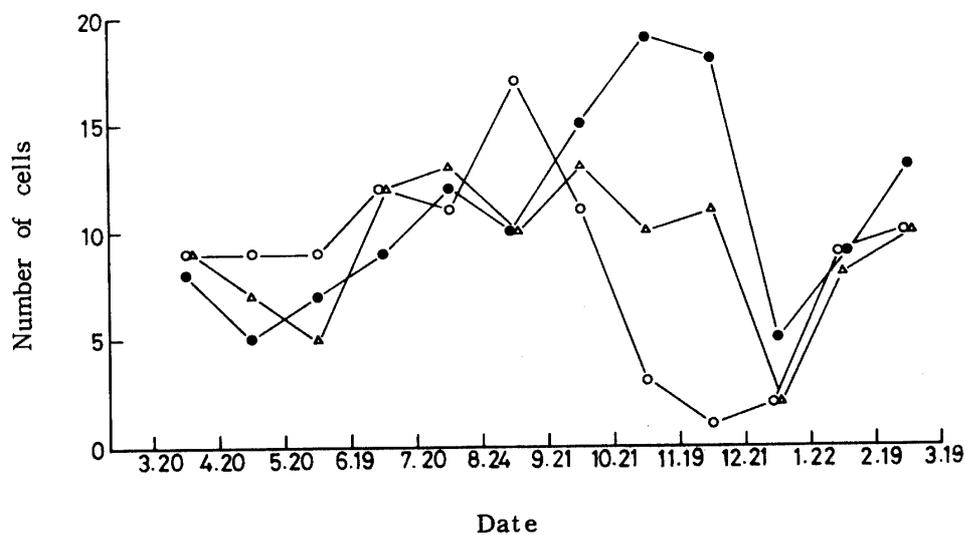


Fig. 4. Seasonal variation of the frequency of cell divisions. Symbols are the same as those in Fig. 1.

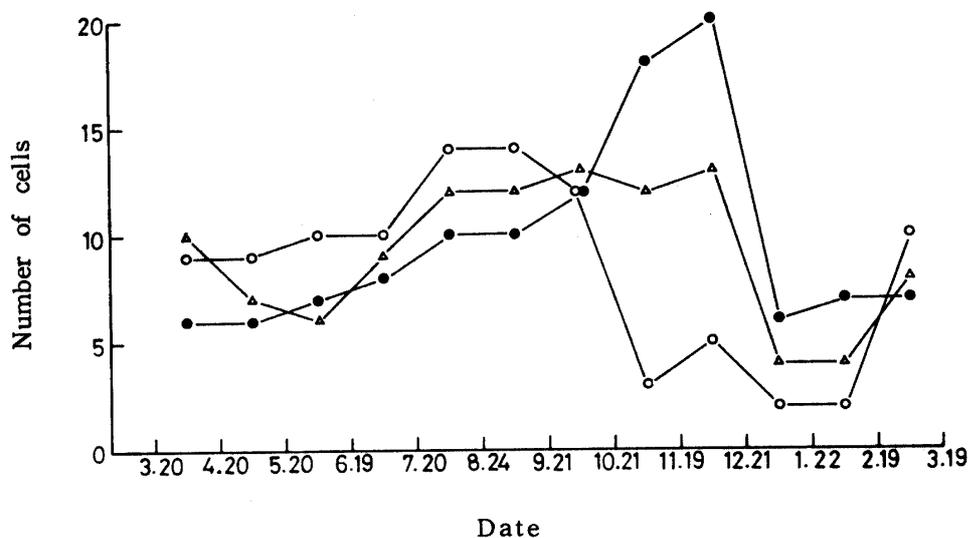


Fig. 5. Seasonal variation of the number of newly formed xylem cells per month. Symbols are the same as those in Fig. 1.

の形成というその後の過程は、連鎖反動的に進行すると考えられる。また、前述したように一次壁帯細胞数は10～15細胞に維持されているので、分裂の頻度が高いときと低いときでは、新生細胞が寸法拡大帯を通過するのに要する時間に差異があると考えられる。言いかえると、細胞分裂から二次壁形成直前までの分化に要する時間に季節的な変動があると推定される。

4 新生細胞の寸法拡大までに要する時間

Skene^{5,6)}は、木部細胞の発達を種々の段階に分けて、その一つ一つの発達過程に要する時間を詳細に調査している。しかし、ここでは、木部細胞の形成ではなく生長輪の形成経過を明らかにするのが目的であるので、木部細胞の出現速度、すなわち、形成層始原細胞から新生細胞が派生してその寸法を拡大するまでに要する時間の季節的傾向のみを検討した。方法としては、Fig. 3を用いて、ある時期の一次壁帯細胞数と同じ数の木部細胞が形成されるために必要な時間(c, c', ...)を測定した。正確には、形成層始原細胞から木部側の一次壁帯細胞と同じ数の木部細胞の増加に要する時間を測定しなければならないが、師部側の一次壁帯細胞数は少ないと推定されるので、上述の方法で求めた時間は、近似的に形成層始原細胞から二次壁形成直前の細胞までの分化時間を示している。

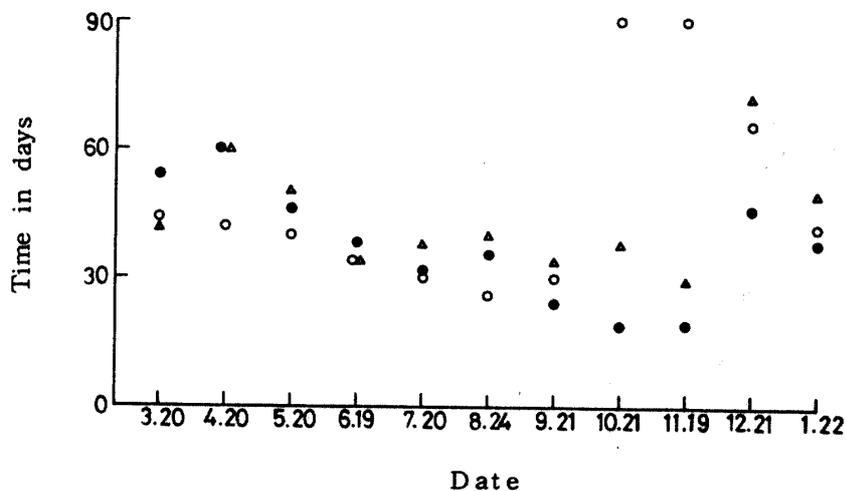


Fig. 6. Seasonal variation of the time period of defferentiation from cambial initial to secondary wall thickening cell. Symbols are the same as those in Fig. 1.

測定結果の表わし方としてはFig. 6に示すように、縦軸に時間(日数)、横軸に試料採取日を取り、それぞれの採取日を基準に測定値をプロットした。例えば、3月20日のプロットは、そのときの形成層始原細胞が分裂を行い、派生した新生細胞が1回以上の分裂を繰り返してその寸法を拡大するためには、8年生木では44日、20年生木では54日、30年生木では42日の時間がそれぞれ必要だったことを表わしている。

Fig. 6によると、新生細胞の拡大までに要する時間は、8年生木では3月から9月、20年生と30年生木では3月から11月にかけての期間は減少していくが8年生木では10月に、20年生および30年生木では12月に急激に増加し、その後再び減少する傾向を示している。つまり、生長輪形成の終期に起こる細胞分裂と新生細胞の寸法拡大に要する時間が一長期中の中で一番長く、その後の季節の経過につれて、その時間はだんだんと短くなると言える。このような傾向は、Fig. 4の細胞分裂の頻度との間に密接な関係がみられ、分裂の頻度が高いときには時間が短く、低いときには長いことを示している。

ところで、新生細胞の寸法拡大までに要する時間を、新生細胞が形成層帯から派生するまでの時間と寸法拡大の時間に分けて考えると、形成層始原細胞から分かれた新生細胞は、何回かの分裂を繰り返した後分裂機能を失うので、新生細胞が形成層帯から派生するまでの時間は、細胞分裂の頻度が高いとき

ほど短いと推定される。また、新生細胞の寸法拡大の時間は、前述したように分裂の頻度によって変化すると考えられるほかに、大径の早材細胞から小径の晩材細胞へ移行するにつれて、細胞の半径径の拡大量が限られてくるので、短縮されると考えられる。実際に寸法拡大の時間は、生長輪形成の後期の方が前期よりも短いと報告されている^{2) 5, 6) 8)}。したがって、このような理由からFig. 6 に示すような傾向が生じると推定された。

5 晩材の形成

季節の経過とともに、形成される木部細胞は早材細胞から晩材細胞へ移行するので、晩材形成の開始時期や生長輪の構造を検討するためには、木部細胞の形態を調べる必要がある。そこで、最後につくったプレパラートを用いて、木部細胞の接線壁の厚さ(M)と内この半径径(L)を測定し、その比(L/M)を求めた。それぞれの林分の結果から一例ずつをFig. 7 に示している。

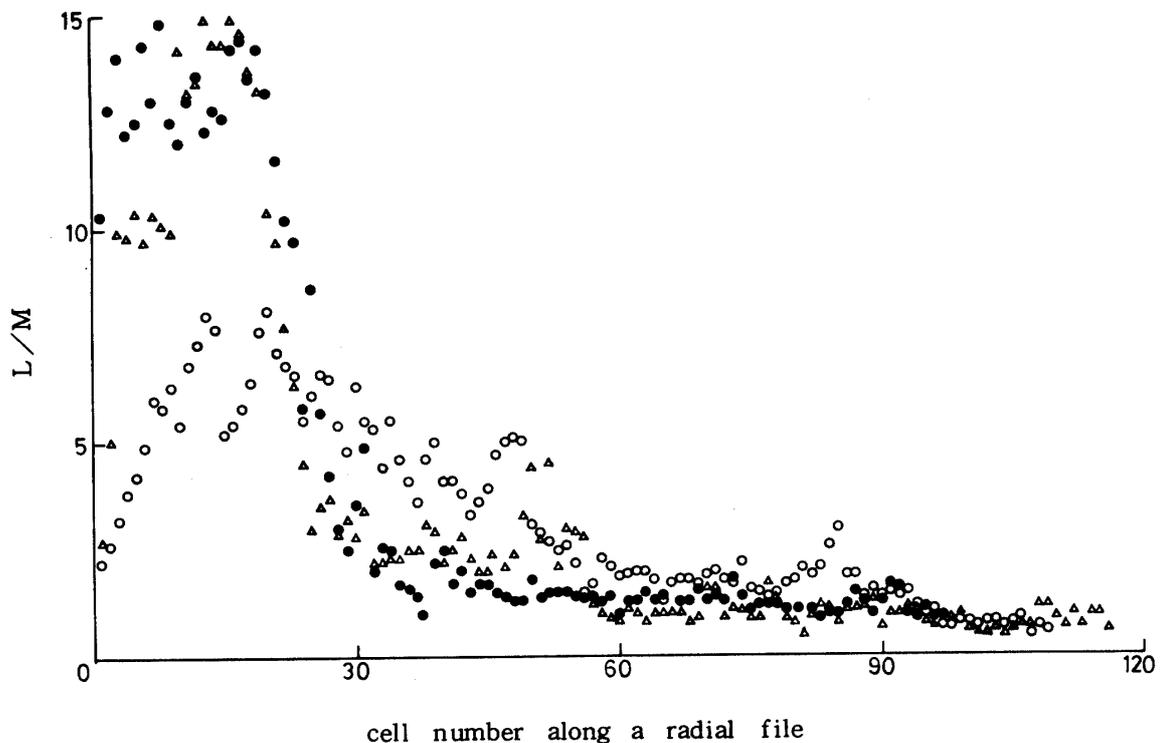


Fig. 7. Variation of the ratio of tangential wall thickness (M) to radial diameter of cell lumen (L) from earlywood to latewood in the new growth ring. Symbols are the same as those in Fig. 1.

Fig. 7によると、生長輪形成の初期には薄壁の大径細胞が形成されるので、L/Mは上に凸の曲線を描き大きな値を示すが、やがて厚壁の小径細胞に移行するにつれて急激に減少しほぼ安定した値になった。早材と晩材の区分の方法にはいろいろあるが、ここでは、接線壁の厚さが急に増加し、それと同時に内この半径径が急に減少し、その結果としてL/Mが低下して安定するところを早材と晩材の境界と考えた。このように考えると、Fig. 7は、8年生木では生長輪界から55番目前後、20年生、30年生木では30番目前後の細胞から晩材細胞であることを示している。それでFig. 2を用いてこれらの細

胞の二次壁形成が始まった時期をみると、8年生木では8月中旬、20年生および30年生木では7月中旬ごろからであることがわかった。なお、切片上で晩材細胞が認められるようになる時期は、8年生木では8月24日、20年生、30年生木では7月20日に採取した試料からであった。

このように8年生木では8月中旬から、20年生、30年生木では7月中旬から晩材形成が開始され、その開始の時期に1ヶ月ほどのずれが認められたが、晩材形成は翌年の2月まで続くので、晩材形成期間は早材形成期間とはほぼ同じ長さかそれよりやや長いことが明らかになった。

IV まとめ

亜熱帯産針葉樹であるリュウキュウマツの生長輪形成を明らかにするために、8年生、20年生および30年生木を対象に、それらの樹幹の胸高付近から樹皮と当年生の木部を含む試料を1ヶ月ごと取り出し、一次壁帯細胞数と木部細胞数を測定することによって生長輪形成の季節的経過を検討した。

1) 一次壁帯細胞数は2月に急激に増加し、その後あまり増減がなく11月まで10～15細胞を保つが、12月には減少し始め、1月には6～9細胞となって最小値を示した。一次壁帯細胞数の増加に伴って、木部細胞の形成は2月下旬から3月上旬に始まり、翌年の1月まで続くが、二次壁形成が終了するのは2月であった。2月には再び一次壁帯細胞数が増加し、次の生長輪に属する細胞の二次壁形成が始まった。したがって、リュウキュウマツの生長輪形成は2月に始まって翌年の2月に終ると推定された。

2) 形成層帯の活動は2月から活発になり、最盛期に達した後は急に衰えるが、その活動には明らかな休止期がみられず細胞分裂は1年間をとおして連続的に行われた。また、細胞分裂のピークの時期とその持続期間、およびその結果としての木部細胞の増加のしかたに、樹令の異なる供試木間で差異がみられたが、この原因については樹令の違いによるものかあるいは立地条件などの違いによるものかわからなかった。

3) 細胞分裂の頻度の季節的変動と木部細胞の増加数のそれとは、同じような傾向を示し、生長輪形成の初期を除いて毎月、細胞分裂の回数とはほぼ同じ数の木部細胞が形成されたので、分裂の頻度が大きいときと小さいときでは、細胞分裂から二次壁形成直前までの分化時間に差異があると推定された。また、形成層始原細胞から二次壁形成直前の細胞までの分化に要する時間は、細胞分裂の頻度との間に密接な関係がみられ、分裂の頻度が高いときには短かく、低いときには長いことがわかった。

4) 晩材形成は、8年生木では8月中旬から、20年生と30年生木では7月中旬から始まり、その期間が長いことがわかった。

この研究を行うに当たり、試験地を提供していただいた本学与那演習林、および試料採取に協力いただいた農学部中須賀常雄助教授に厚くお礼を申し上げます。なお、この研究の一部は昭和53年度文部省科学研究費（奨励A）によって行った。

文 献

1. Brown, C. L. 1970 Physiology of wood formation in conifers, *Wood Science*, 3 (1) : 8 - 22
2. Kutcha, N. P., Hyland, F. and Schwarzmann, J. M. 1975 Certain seasonal changes in balsam fir cambium and its derivatives, *Wood Science and Technology*, 9 : 175 - 188

3. Larson, P. R. 1969 Wood formation and the concept of wood quality, p27-32, New Haven, Yale university
4. 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, 琉球大学農学部学術報告, 25: 631-641
5. Skene, D. S. 1968 The period of time taken by cambial derivatives to grow and differentiate into tracheids in *Pinus radiata*, Ann. Bot. 33: 253-262
6. _____ 1972 The kinetics of tracheid development in *Tsuga canadensis* Carr. and its relation to tree vigour, Ann. Bot., 36: 179-187
7. 渡辺治人 1978 木材理学総論, p 20~23, 東京, 農林出版
8. Whitmore, F. W. and Zahner, R. 1966 Development of the xylem ring in stems of young pine trees, Forest Science, 12: 198~210

Summary

The seasonal development of the growth ring of *Pinus luchuensis* stem grown on Okinawa was observed. Samples were taken at the breast height of trees of three different age, at monthly intervals. The number of primary wall zone cells and new xylem cells were counted for each sample and the results were used to calculate the number of monthly-formed xylem cells and the frequency of cell divisions per month and to calculate the time period of differentiation from cambial initial to secondary wall thickening cell.

The number of primary wall zone cells increased in February and was more or less constant until November and then it became a minimum in the next January. The formation of secondary wall began in either late February or early March and continued by early February in the next year. Thus, the growth ring formation began in February of 1978 and ended in February of 1979.

Though there was the seasonal variation in the frequency of cell divisions, the divisions of cambial zone cells occurred throughout the year and there was no rest period in cambial zone activity.

The number of monthly-formed xylem cells was almost the same as that of cell divisions per month in every month of the growing season, except during its early stage. It was therefore considered that the greater the frequency of cell divisions in the cambial zone, the shorter the time of differentiation from cell division to initiation of secondary wall formation. The time period of differentiation from cambial initial to secondary wall thickening cell was closely related with the frequency of cell divisions and decreased from about 50 days early in the season to about 30 days before winter season.

The secondary wall formation of latewood cells began in middle August in juvenile tree and in middle July in adult tree.