

琉球大学学術リポジトリ

リュウキュウマツの伸長生長と木部形成(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/20.500.12000/4220

リュウキュウマツの伸長生長と木部形成*

小 田 一 幸**・仲宗根 平 男**

Kazuyuki ODA and Hirao NAKASONE: Elongation
growth and xylem formation in *Pinus luchuensis*

I ま え が き

樹木の生長には周期があり、その周期性のために樹木材部には生長輪が形成される。生長輪が積み重なり蓄積されたものが樹幹であり木材である。したがって、木材の材質を認識するためには、巨視的・微視的な組織構造はもちろんのこと、周期的に繰り返される木部形成について理解しなければならない。つまり、形成層細胞の分裂から始まって、木部細胞への分化、成熟、蓄積に終る木部の形成は、その過程で一時的あるいは周期的に変化する生長条件によって影響を受ける。その結果、材の組織構造は決まってくるので、材質を明らかにするためには木部形成の経過を知る必要がある。

ところで、沖縄は亜熱帯地域に属し、年平均気温が高く、夏期と冬期の温度差が小さく、さらに日長時間の変化が少ないなどの生長条件を持っている。このような地域で生育している樹木の中には温帯地域とは多少異なる生長を示すものがある。例えば、琉球列島固有の針葉樹であるリュウキュウマツは、1年に2～3回の伸長生長のピークを持つとされている^{4,9)}。伸長生長と肥大生長の間には直接的な関係はないが、このような樹木の木部形成を調べることは重要と考える。

ここでは、リュウキュウマツの幼令木を対象に、補足的にシュートを、主として樹幹形成層付近を観察することによって、伸長生長と木部形成の季節的経過を調べた。

II 実 験

1 供試木およびシュートの長さ測定

琉球大学与那演習林に昭和46年1月に直播によって造林されたリュウキュウマツの中から、平均的に生長していると思われる10本を選び供試木とした。後述するように、この10本から毎月試料を採取することになるが、供試木の伸長生長を調べるために、このうちの2本について、主幹のシュートの長さを昭和52年3月から約1ヶ月ごとに測定した。測定はシュートと針葉の両方について行い、シュートでは1年間、針葉では伸長が終了していると考えられた10月まで続けた。なお、各供試木の主幹には何本かのシュートが輪生しているが、シュートの長さはこれらのすべてについてその基部から測った。また、針葉の長さは毎月同じ部位で測定するために、各供試木の主幹のシュートから1本を選び、その基部から約20cm上方に着生している20本について測定した。

* 本報告の一部は、第28回日本木材学会大会（1978年4月、名古屋）において発表した。

** 琉球大学農学部林学科

2 試料採取の方法と観察

木部形成の経過を観察するための試料は、各供試木から毎月採取するのが望ましいが、ここでは幼令木を用いているので、その生育に及ぼす影響をできるだけ少なくするために、同じ供試木からは2ヶ月に1回採取した。10本の供試木のうち毎月5本から試料を採取することにして、これを交互に繰り返した。試料採取の方法としては、細胞分裂の結果形成される仮道管の数や形態が季節的にどのように変化するのか知るために、採取する1ヶ月前に樹幹胸高付近に針を刺した。針を刺すことによって材部にその日付を記録させ、その箇所を中心に幅5mm、長さ10mmの大きさの試料を樹皮をつけたまま切り出すという方法で行った。また、2ヶ月後に採取するときには、この試料と同じように木部の形成がなされていると考えられる斜め上方の部位から取ることにした。

試料に力が加わらないように注意しながら切り出した後、ただちにFAA（ホルマリン5：酢酸5：エチルアルコール60：水30）で固定した。その後、セロイジンとパラフィンで二重包埋し、針でマークづけをした付近の横断面切片を作った。なお、切片には樹皮、形成層および当年生の木部が含まれるように切り、このような操作は昭和52年1月から53年3月まで続けた。

上述のようにして製作した切片から、まず、形成層細胞の分裂開始時期や休止時期などを知るためにそれぞれの切片の形成層付近を偏光顕微鏡で観察した。形成層細胞が活発に分裂しているときには、形成層の両側に木部細胞や師部細胞へ分化中の細胞が認められ、これらの細胞と形成層細胞を識別することは困難である。したがって、偏光顕微鏡の直交ニコル下で観察し、複屈折を示さない分化中の細胞と形成層細胞を形成層帯細胞と呼ぶことにし、その数を測定した。

次に、早材および晩材が形成される時期や経過を明らかにするために、形成された仮道管の数と形態を観察した。すなわち、仮道管数は生長輪界から針でマークづけをした箇所までの5つの半径方向列について数え、その平均値を毎月求めた。また、仮道管の形態は細胞内この半径径(L)と接線壁の厚さ(M)の比(L/M)であらわすことにした。

III 結果と考察

1 シュートの伸長生長

Fig. 1およびFig. 2に約1ヶ月ごとに測定したシュートと針葉の伸長経過を示す。Fig. 1は主幹のシュート長の平均値を、Fig. 2は針葉20本の長さの平均値を、それぞれ供試木ごとに求めたものである。

シュートの伸長は2月ごろから始まると考えられるが、3月20日に測定したときはすでに50cm近くの長さには達していた。Fig. 1では、シュートは4月まで急激に伸び、5月まで伸長が続くが、その後はほとんど伸びないことを示している。また、新芽の形成はいつから始まるのかわからなかったが、6～7月ごろまでには形成され、7月から新しいシュートが伸び始めたので、8月以降の曲線は、No. 52の主軸シュートの上に形成された新しいシュートの長さの平均値を示している。新しいシュートは8月から10月までは比較的速くその長さを増したが、11月以降では、11月15cm、12月16cm、翌1月17cmと緩慢になった。そして、翌2月から再び急激に伸び始めた。このようなことから、シュートの伸長生長は、芽の形成時期やどの時点から伸長を開始したとみなすかなどについてはっきりしないところがあるが、7月ごろから始まり、翌年の5～6月ごろまで行われると推定した。また、これまでに報告されているように、その過程で2回、2月から4月と8月から10月に伸長のピークがあることが認められるとともに、ほとんど1年間を通して連続的な伸びを示すことが明らかになった。

シュートの伸長にともなって、針葉が開くが、その時期や長さは部位によって異なる。Fig. 2には、前にも述べたように、主幹のシュートの基部から20cm上方の部位での針葉の長さを示している。この部

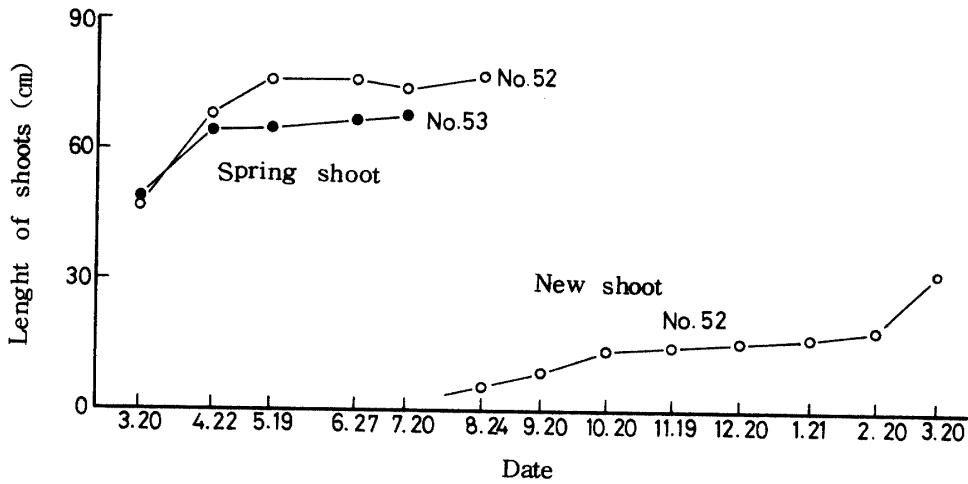


Fig. 1. Elongation growth of shoots

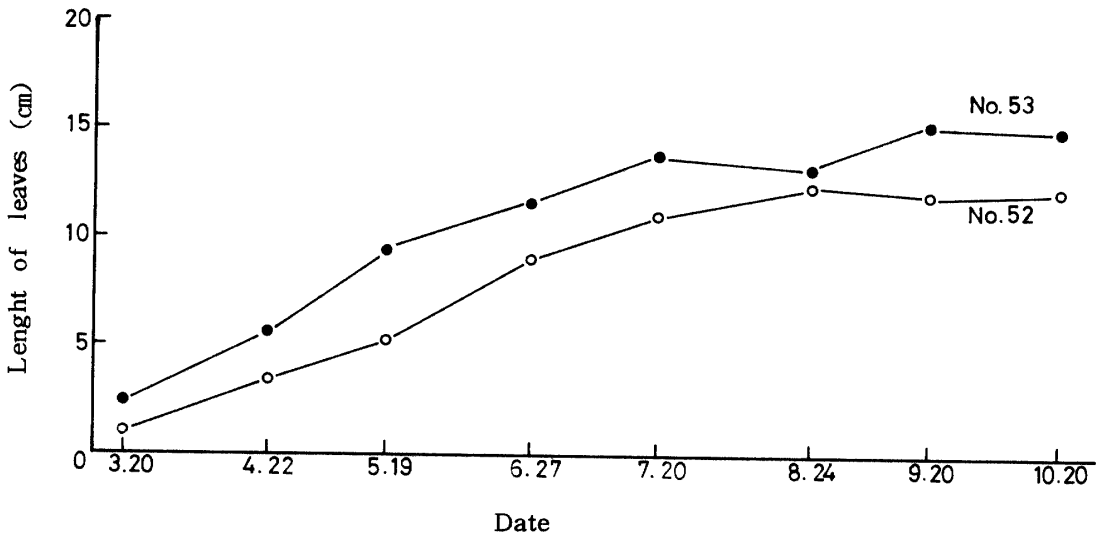


Fig. 2. Elongation growth of leaves

位では、シュートの急激な伸長開始時期から約1ヶ月遅れて3月ごろから針葉が開き始め、7月ごろまで直線的に伸び続け、その後はほとんど伸びないようであった。したがって、針葉の長さが安定する時期は部位によって多少ずれがあると考えられるが、新しいシュートが伸長し始める時期にはほとんど伸びきっていることがわかった。

場³⁾はアカマツ生長点の生長周期を休止期、伸長期、新芽形成期の3つに分け、9月下旬より3月下旬までを休止期としている。時期のずれはあるが、アカマツの休止期に相当す期間にリュウキュウマツは連続的に伸長しているので、次に、7月から伸び始めた新しいシュートが、2月に急激に伸長を開始するまでの期間、どのような伸び方をしているのか検討した。そこで、8月と1月にシュートを採取し、それぞれ縦断面と横断面の切片を作った。そのときの状態をPhoto. 1~4に示す。

Photo. 1は8月24日に採取したシュートの頂端付近である。鱗片葉でおおわれた多数の葉原基が認められるが、シュートの夏から秋にかけて伸びた部分には、普通、針葉がつかないので、翌年の伸長の

ための芽が形成されていることがわかった。したがって、8月から10月にかけてシュートはよく伸びるが、そのときには葉原基のある部分より下の方が伸長すると考えられた。Photo. 2は同じシュートの基部から2cm上方の横断面である。8月には二次木部と二次師部の分化が進行していて、かなりの木部が形成されていることを示している。このことから、芽はすでに開き始め、細胞の寸法を増大させることによって伸長していることがわかった。Photo. 3および4は1月21日に採取したシュートの頂端付近と基部から2cm上方の状態である。8月のシュートと比較すると、葉原基が大きくなっていることや木部形成が行われ二次木部の幅が広がっているのが認められる。ところで、8月と1月のシュートの縦断面切片から葉原基の数を測定したところ、1月には8月の約3倍に増加していた。このことから、8月から1月の間に頂端分裂組織において細胞分裂が行われ、葉原基が形成されたことが明らかになった。

以上のことから、7月から1月にかけてのシュートは、芽の形成および伸長という段階を交互に繰り返して伸びているのではなく、2つの段階が重なりあって、つまり、連続的か不連続的かわからないがシュート頂では細胞分裂を行いながら、一方、下部の方では細胞の大きさを増大させることによって伸長していると推定された。

2 木部形成の季節的経過

1) 形成層帯細胞数

前述したように、形成層細胞と木部や師部へ分化中の細胞を識別することは困難であるので、分化中の細胞も含む形成層帯の細胞数を測定した。したがって、測定結果からただちに形成層細胞の分裂状況はわからないが、一応の概要はわかるものと考えられる。測定結果の例をFig. 3に示す。

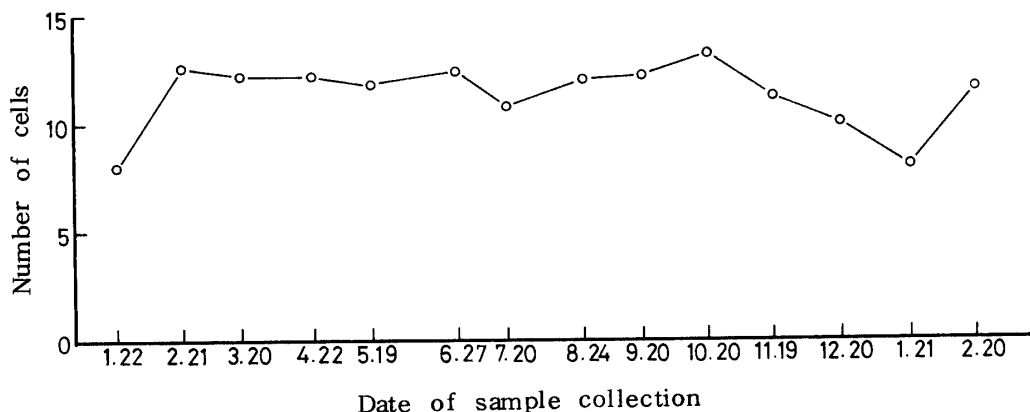


Fig. 3. Width of cambial zone throughout one growing season

Fig. 3によると、形成層帯細胞数は1月には7~9個であったが、2月には12~14個と増加した。その後はあまり増減がみられず、10~15個の状態のまま11月まで続き、12月から低下し始めた。そして、1月には7~8と最小値を示し、再び2月には12~13個に増加した。この結果から、2月に形成層細胞の分裂が活発になり、12月まで分裂が続くものと推定されるが、1月は分裂が行われるかどうかかわからなかった。分裂休止期の形成層帯細胞数は *balsam fir* では6~8個⁶⁾、*カラマツ*では5~6個²⁾、*alaskan white spruce*では2~6個⁷⁾とされており、これらの値と大差ないので、1月は分裂が行われていないとも考えられた。しかし、比較のため同じ時期の20年生リュウキュウマツを調

べたところ、形成層帯細胞数が5～6個という個体もあり、分裂が行われているとも考えることができた。いずれにしても、リュウキュウマツではほぼ年間を通して形成層細胞の分裂が行われていると推定された。

また、Fig. 3では、1月を除けば形成層帯細胞数は毎月10～15個で、今川ら²⁾のカラマツのように季節的な変動が認められない。このことから、細胞分裂後、二次壁が形成されるまでの時間は季節によって異なるのかもしれないが、木部形成の初期と後期以外では1ヶ月当りの細胞分裂の回数がほぼ同じで、急激に木部や節部を形成する時期がないものと考えられる。

2) 仮道管の形成経過

最初に採取した1月22日の試料では、形成層付近の仮道管の壁厚が薄く、晩材仮道管の形成が続いているのか、早材仮道管の形成が始まっているのかははっきりしなかった(Photo. 5)。形状の点からは断面が大きいので、早材仮道管の形成が始まっているように思えたが、前述のように、1月は形成層帯細胞数が最小値を示し、細胞分裂が行われているのかどうかははっきりしないので、まだ晩材仮道管の形成が続いていると推定した。

2月21日の切片は1月のそれと類似しており、形成層付近の仮道管は晩材になるのか早材になるのかははっきりしない(Photo. 6)が、断面が大きいことと、2月には形成層帯細胞数が急激に増加したことから、すでに早材仮道管の形成が行われていると考えられた。一方、切片上では晩材と早材の境界が明らかでなく、晩材仮道管の成熟はまだ終わっていないと推定された。そうすると、晩材仮道管の成熟と早材仮道管の形成が同時に行われていることになり、昭和51年から52年にかけての木部形成は休止することなく連続的になされていることになる。

3月20日になると、切片上でようやく晩材と早材の区別が明らかになり、すでに早材が形成されているのがわかった(Photo. 7)。したがって、3月から刺針法によって、生長輪界からの仮道管数を測定することにした。その結果をFig. 4に示す。なお、各プロットは5本の供試木の平均値である。

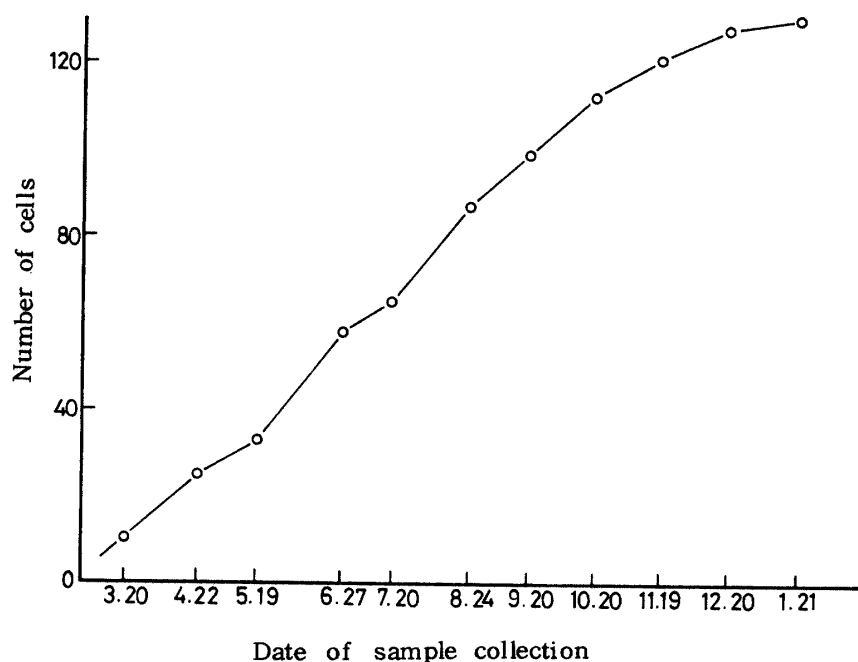


Fig. 4. Number of new xylem cells from start of growth ring

Fig. 4は、10月ごろまでは1ヶ月に14～15個の割合で仮道管が形成され、その数はほぼ直線的に増加し、さらに、11月以降では形成される数は徐々に減少していくが、1月まで仮道管の形成が続いたことを示している。また、Fig. 4によると、3月20日までに形成された仮道管数は約10個、3月20日から10月20日までの7ヶ月間に形成された数は約100個、10月20日以降形成された数は約20個である。したがって、それぞれ1ヶ月間に形成された仮道管数は、3月20日から10月20日までは直線的に増加したとして計算すれば、3月は10個、4月から10月までは各月14個、11月は9個、12月は7個、1月は3個である。このように木部形成の初期と後期に形成される仮道管数は少なく、縦軸に単位日数当りに形成される仮道管数を、横軸に経過期日をとってプロットすると、台形状の曲線を描くことがわかった。このような経過で1月まで仮道管が形成されてきたが、1月以降に形成されるかどうか針を刺して検討したところ、針の周辺だけで細胞分裂が行われ、正常な部分でははっきりしなかった。

1月21日は形成層帯細胞数は7～8個に減少し、細胞分裂が行われているのかどうかかわからないが、形成層帯付近の仮道管はまだ成熟していなかった(Photo. 8)。2月20日の段階では、すべての供試木で晩材の形成が終了しており、早材仮道管が形成され始めている(Photo. 9)か、早材仮道管へ分化中の細胞が認められるかのどちらかであった。さらに、3月20日にはすべての試料に早材が形成されているのがみられた(Photo. 10)。

3) 晩材形成の開始時期

早材形成の終了時期あるいは晩材形成の開始時期を調べるために、形成された仮道管の形態を測定した。早材と晩材を区分する方法には、仮道管の接線径(T)と半径径(R)の比(R/T)を求める方法⁸⁾、壁厚(M)と内こう径(L)の比(L/M)を測定する方法¹⁾などがあるが、ここではL/Mを測定した。その結果の一例をFig. 5に示す。

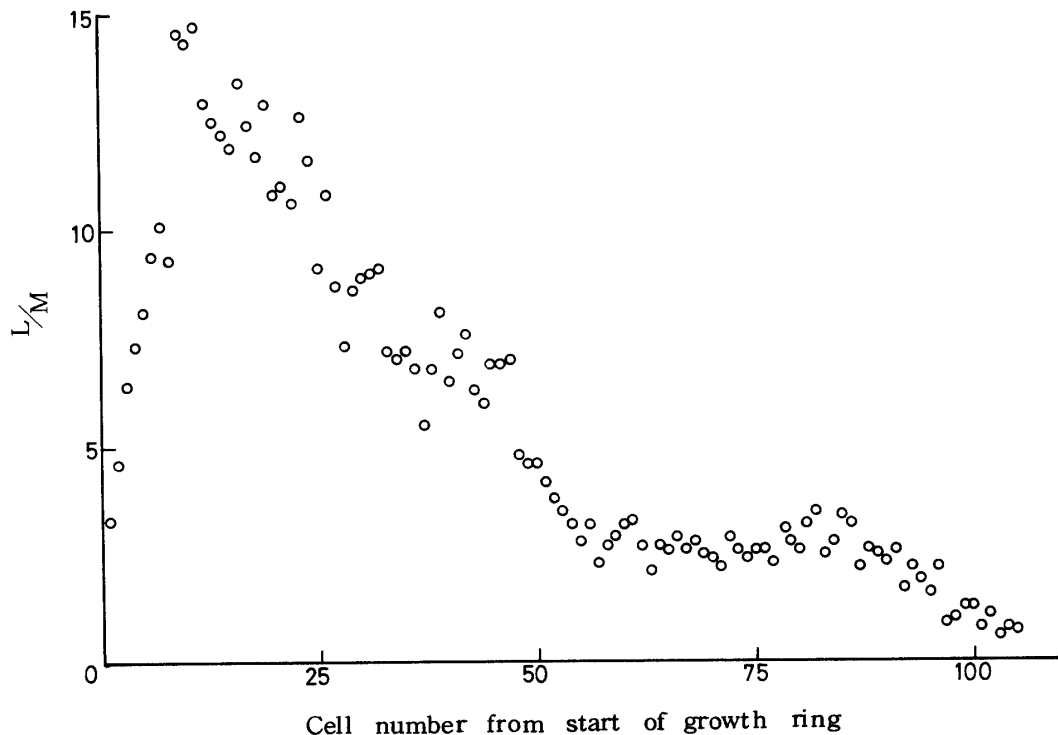


Fig. 5. An example of L/M ratio variation from earlywood to latewood in a new growth ring

Fig. 5によると、 L/M は生長輪界付近の早材仮道管では小さな値を示すが、1細胞ごとに増加し、あるピークに達した後低下していった。そして、生長輪界から55番目の仮道管あたりからはほぼ安定した値を示し、90番目の仮道管まで同様の値が続くが、その後再び低下した。Morkは $L/M=2$ のところが早材と晩材の境界であると定義しているが、この定義を採用すると、Fig. 5に示した供試木の晩材仮道管数は12個だけである。さらに、他の供試木には L/M が2より小さい仮道管が認められないものもあり、そのような供試木では“晩材がない”ことになる。このような結果は、肉眼的に早材と晩材を区分した結果とは明らかに異なる。したがって、ここでは、 L/M の値が急激に低下してきて安定するところ、つまり、55番目の仮道管から晩材と考えた。そうすると、針でマークづけをした位置から、8月下旬ごろから晩材形成が始まると推定された。沖縄産スギは7月から晩材形成が始まる⁵⁾ので、リュウキュウマツはスギより1ヶ月遅いことになるが、このことは樹種による違いもあるが、むしろ供試木が幼令木であるために遅れるのであろうと考えられた。

IV ま と め

沖縄のような亜熱帯地域に生育している樹木の材質を認識するためには、樹木がどのように生長しているのか知る必要があると考え、リュウキュウマツ幼令木を対象に生長の季節的経過を検討した。方法としては、主幹のシュートと針葉の長さを1年間にわたって測定することによって、外部形態的な生長を調べた。次に、樹幹胸高付近から樹皮を含む木部小ブロックを1ヶ月ごとに切り出し、形成層活動と木部形成の経過を観察した。

1 シュートの伸長は2月から4月にかけて急激に行われ、5～6月まで続いた。伸長が続いているときに始まる新芽形成の開始時期は明らかにできなかったが、6～7月ごろまでに芽は形成され、新しいシュートは7月から伸び始めた。その後シュートは、冬期では緩慢な伸び量を示すものの連続的に伸長し、翌年の2月から再び急激に伸長した。このように、シュートの伸長生長は1年間連続的に行われ、この研究では休止期が認められなかった。なお、針葉は3月から開き始め、直線的にその長さを増加させたが、7月までにはほとんど伸びきってしまった。

2 形成層細胞の分裂は2月から活発になり、2月20日には早材仮道管の形成が始まっていた。早材形成は7月まで続き、8月から晩材が形成された。1月には形成層細胞の分裂が行われているのかどうかははっきりしなかったが、1月21日には晩材仮道管の成熟がまだ終わっていなかった。2月には再び形成層細胞の分裂が活発になり、晩材形成が終了するとともに、新たに早材仮道管の形成が始まっているのが認められた。したがって、形成層細胞の分裂から始まって木部細胞への分化、成熟と続く木部形成は、1ヶ月単位で考えると年間を通して連続的に行われたことになる。

3 伸長生長と木部形成の季節的経過を関連させると、シュートが急激な伸長を開始する時期と形成層活動が活発になる時期はどちらも2月であった。また、新しいシュートが伸び始める時期および針葉がほとんど伸びきった時期と晩材形成が始まる時期はほぼ一致していた。

以上のように、リュウキュウマツ幼令木の伸長生長と木部形成の季節的経過を明らかにしてきたが、このような結果が成木についても言えるかどうか今後検討していく必要がある。

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講師に厚くお礼を申し上げます。

文 献

1. E. Mork 1928 *Papir Falr.*, **26** (48) : 741~747
2. 今川一志, 石田茂雄 1970 北海道大学農学部演習林報告, **27** (2) : 373~396
3. Jun Hanawa 1966 *Bot. Mag. Tokyo*, **79** : 736~746
4. 諸見里秀幸 1970 沖縄農業, **9** (2) : 28~32
5. 仲宗根平男 1975 琉球大学農学部学術報告, **22** : 703~708
6. N. P. Kutscha, F. Hyland and J. M. Schwarmann 1975 *Wood Science and Technology*, **9** : 175~188
7. R. A. Gregory 1971 *Amer. J. Bot.*, **58** (2) : 160~171
8. 佐伯浩 1963 木材学会誌, **9** : 237~243
9. 山盛直, 大山保表 1975 琉球大学農学部学術報告, **22** : 761~769

Summary

The elongation growth of shoot and the formation of xylem in 7-year-old *Pinus luchuensis* planted out in Okinawa were investigated throughout one growing season. The length of shoots and leaves was measured at top of the tree and samples of cambial zone with adjacent wood and bark were taken at breast height, at monthly intervals respectively.

The shoot elongated rapidly from February to April and the elongation continued until either May or June. New bud formation which began during the shoot elongation phase, seemed to finish by July. The elongation of new shoot began from July and continued successively until the next season (Fig. 1). Consequently, there was no rest period between growing seasons. The elongation of the leaf began from early March and continued until late July (Fig. 2).

The number of the cambial zone cells was a minimum in January and it increased in February and then was approximately constant until December (Fig. 3). The formation of earlywood tracheids began in February (Photo 5) and the number of cells from start of growth ring increased as shown Fig. 4. The number of the cambial zone cells decreased in January and latewood tracheids adjacent to the cambial zone were mature in February (Photo. 9). Thus, the xylem formation involved the phase of division of the cambial cells, the phase of expansion and the phase of maturation initiated in February and stopped in February.

Explanation of Photographs

- Photo 1. Longitudinal section of the terminal part of a shoot. A large amount of leaf primordia is observed. August 24, 1977.
- Photo 2. Transverse section of the basal part of the same shoot with Photo. 1. Secondary xylem and secondary phloem are formed already.

- Photo 3. Longitudinal section of the terminal part of a shoot showing that leaf primordia increased in size and number. January 21, 1978.
- Photo 4. Transverse section of the basal part of the same shoot with Photo 3 showing the increase of the secondary xylem width.
- Photo 5. Transverse section near the cambial zone. Secondary walls of latewood tracheids adjacent to the cambial zone are still thin. January 22, 1977.
- Photo 6. Transverse section showing that earlywood tracheids are formed already, but the boundary between latewood and earlywood can not distinguish. February 21, 1977.
- Photo 7. Transverse section near the boundary of growth ring. March 29, 1977.
- Photo 8. Transverse section near the cambial zone. Latewood tracheids adjacent to the cambial zone are not yet mature. January 21, 1978.
- Photo 9. Transverse section showing that the latewood formation appears to end, and the earlywood formation begins. February 20, 1978.
- Photo 10. Transverse section near the boundary of growth ring. March 20, 1978.



Photo. 1.

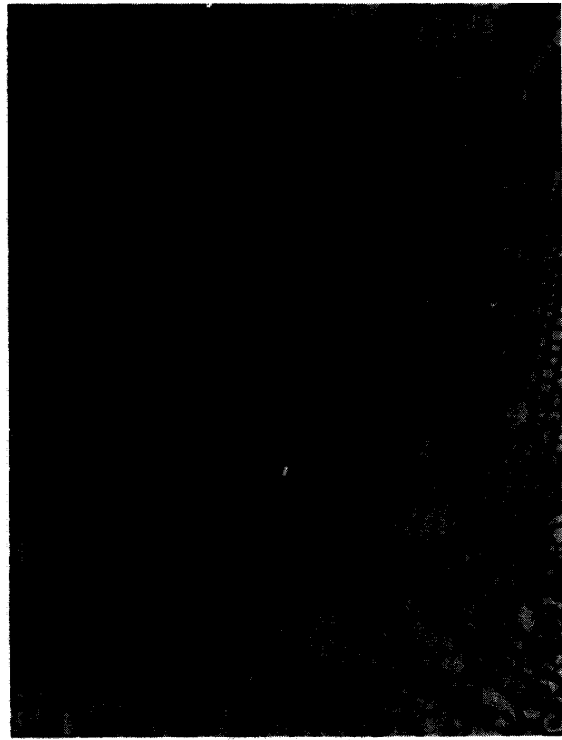


Photo. 2.



Photo. 3.

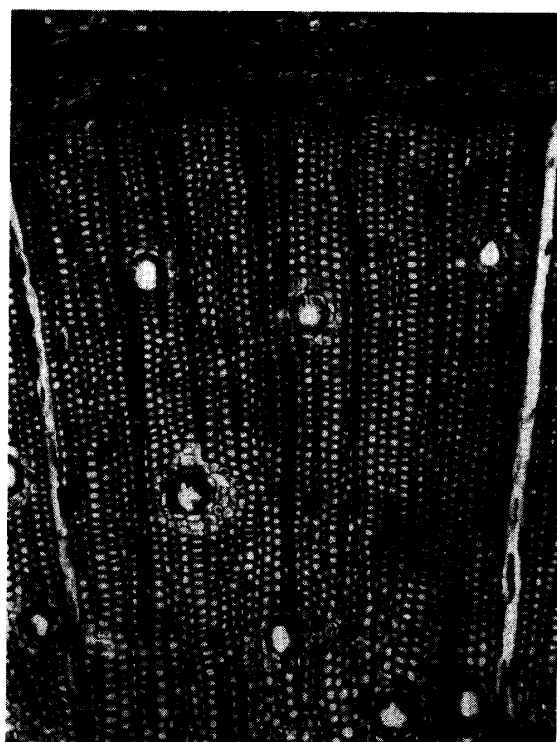


Photo. 4.

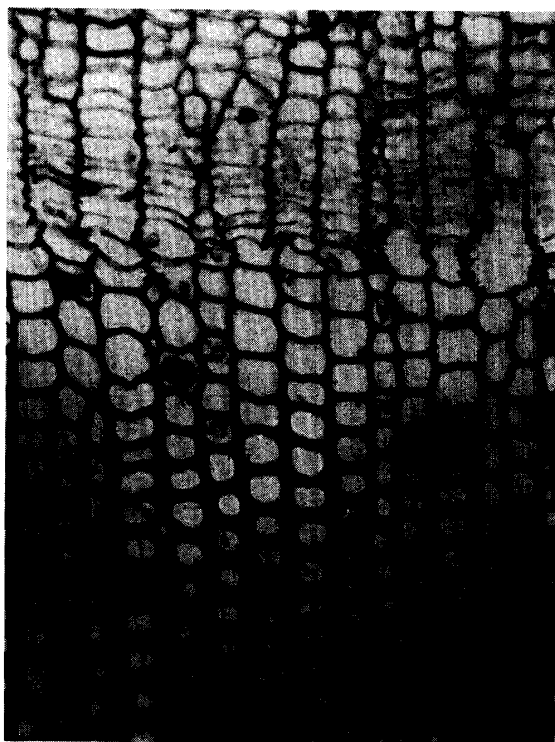


Photo. 5.

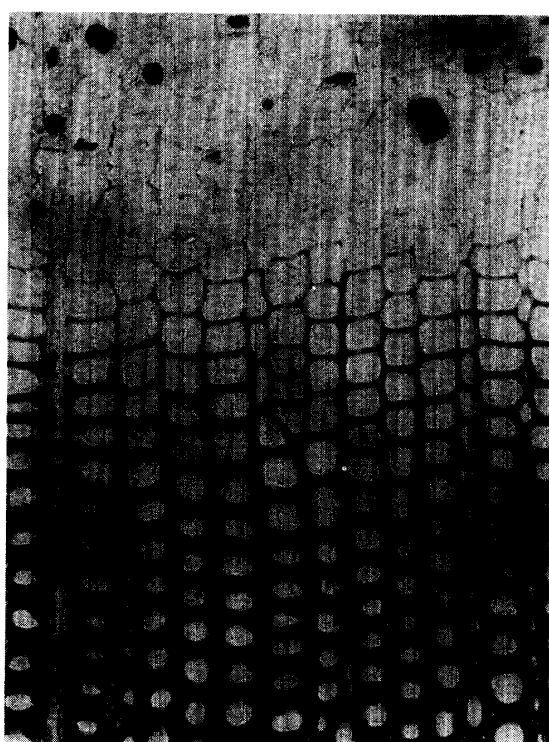


Photo. 6.

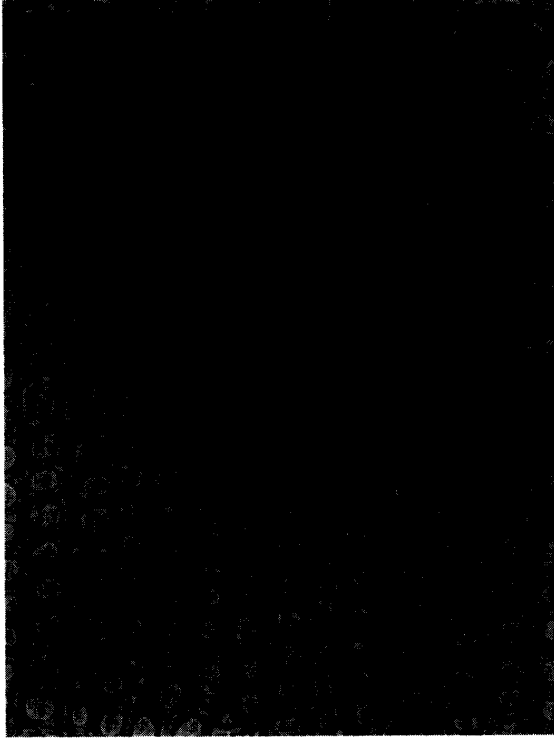


Photo. 7.

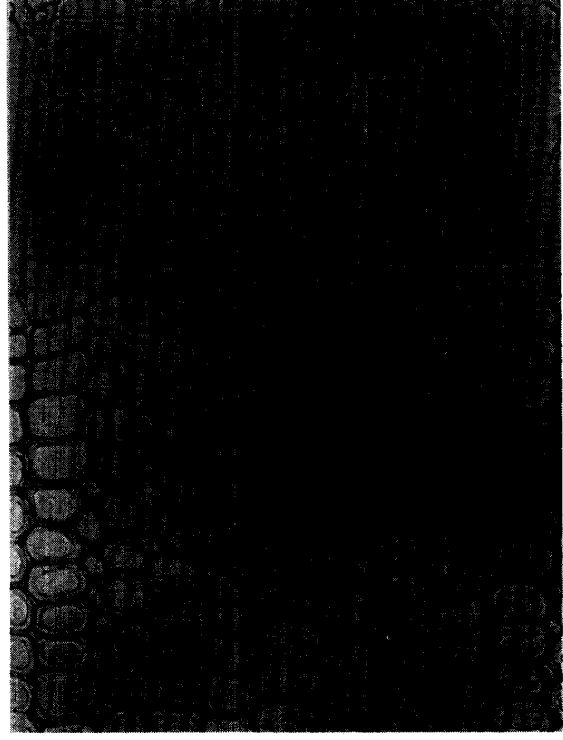


Photo. 8.

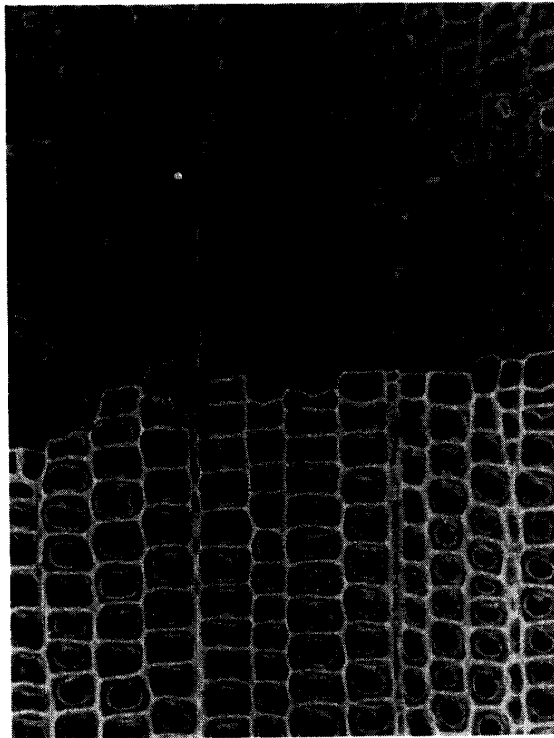


Photo. 9.

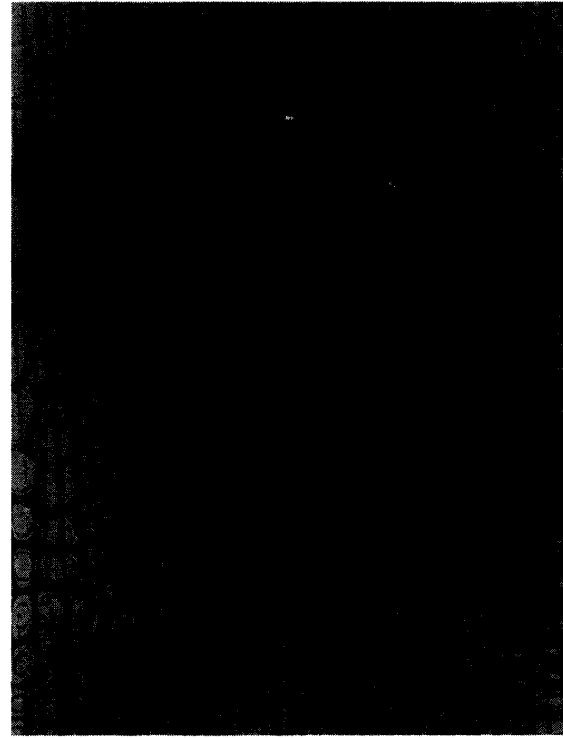


Photo. 10.