

広葉樹散孔材樹種における萌芽基部の木部形成

維子谷, 佳男
九州大学農学部木材理学講座

小田, 一幸
九州大学農学部木材理学講座

堤, 壽一
九州大学農学部木材理学講座

<https://doi.org/10.15017/23429>

出版情報：九州大学農学部学藝雑誌. 47 (1/2), pp.43-49, 1993-01. 九州大学農学部
バージョン：
権利関係：

広葉樹散孔材樹種における 萌芽基部の木部形成

雉子谷 佳 男・小 田 一 幸・堤 壽 一

九州大学農学部木材理学講座

(1992年7月30日 受理)

Xylem Development at the Bases of Sprouts in the Branch of Diffuse-porous Species

Yoshio KIJIDANI, Kazuyuki ODA and Juichi TSUTSUMI

Laboratory of Wood Science, Faculty of Agriculture,
Kyushu University 46-08, Fukuoka 812

緒 言

木材は、生物である樹木が肥大成長することにより形成された材料である。この点が木材を他の材料と比較した場合、最も異なる点であり、木材の有効利用を促進するにあたって考慮しなければならない点である。すなわち、肥大成長によって年輪が順次積み重なって蓄積されたものが木材であるので、樹木における年輪形成のしくみを把握することが必要不可欠であろう。このようなことから、樹木の木部形成および形成層活動に関する研究が盛んに行われており、とくに針葉樹については、Larson(1960;1969)の一連の研究により、形成層帯の分裂活動および新生木部細胞の直径の増大は成長促進物質の量に支配されており、壁厚は光合成生産物の量に影響されるとする仮説が示されるなど数多くの報告がなされ、年輪形成のしくみが明らかにされつつある。

それらの報告によると、形成層活動の内的調節は、基本的には開きつつある芽、伸びつつある葉などで作られ、求基的に移動する IAA(indole-3-acetic acid)によって支配されていると考えられている(島地, 1979)。つまり、IAA が下方に移動するのに伴って生じる形成層活動開始の波は、樹幹上部、樹幹中央部、根元付近へと移動していくとされている。ところで、広葉樹では、形成層活動の伝わる速さが環孔材樹種で大きく、散孔材樹種ではゆっくりしており、しかも芽の開序が始まっていない時期に形成層活動が開始される樹種があるとされている(Ladefoged, 1952)。この原因として、形成層付近に成長ホルモンの前駆物質が存在し、

この前駆物質は前年度中に貯蔵され、春に IAA に変わるからであるとされている(Digby and Wareing, 1966b)。また、ホワイトオークでは根の組織が最初に成長を再開し、つづいて樹幹で形成層活動が開始するという報告もある(Dougherty *et al*, 1979)。いずれにしても広葉樹では、樹種数が多く構造も複雑なため、木部形成のしくみに関しては、定説が得られておらず、未だ不明な点が多い。

そこで、この研究では、芽の存在と木部形成の関係を明らかにするために、広葉樹散孔材の6樹種を試験木として用い、それぞれの枝に萌芽を生じさせ、萌芽が木部形成、とくに木部形成開始、新生木部細胞の二次壁形成、道管の形状におよぼす影響について検討した。

この研究を行うにあたり、九州大学粕屋地方演習林に多大な御便宜を賜った。ここに厚く謝意を表します。

材料および方法

1. 木部形成の観察

九州大学粕屋演習林において、Table 1 に示すような、広葉樹散孔材を示す6樹種のそれぞれから、比較的成長が良好な4~5年生の枝を数本ずつ選んだ。3月中旬に、Fig.1 に示すように、これらの枝の基部から上方へ10cmほど離れた部分を環状に剥皮し、さらにそこから上方へ20cmほど枝を残して上部を切除した。そして、残した20cmの枝の部分に萌芽を生じさせた。4月中旬から6月中旬までは、発生した萌芽の基部を中心に上方および下方に1cm等分の円板を採取した。採取した円板をただちに FAA で固定した後、円周方

向(接線方向)に幅1cmの当年生木部を含む試料を数個ずつ切り出した。これらの試料をパラフィンで包埋した後、8 μ m厚の木口面切片を作り、サフランとファストグリーンで二重に染色した。このようにして作ったプレパラートを種々の部位ごとに偏光顕微鏡で観察し、木部形成開始や新生木部細胞の二次壁形成など、形成層帯付近の形態の推移を比較検討した。

2. 道管形状の測定

木部形成観察のために作製したプレパラートを用いて、萌芽によって木部に形成された早材部道管の大きさ、すなわち放射径、接線径および横断面積を画像解析装置で測定した。このようにして得られた結果と通常の木部で形成された道管の大きさの比較を試みた。すなわち、同一切片における前年輪の早材部道管の大きさを測定した。

結果と考察

1. 枝の木部形成開始におよぼす萌芽の影響

常緑性樹種3種と落葉性樹種3種について、枝の木部形成開始におよぼす萌芽の影響を観察した結果、各

Table 1. The species of tested trees.

Species	Characteristics
Egonoki(<i>Sytrax japonica</i>)	deciduous
Nejiki(<i>Lyonia ovalifolia</i>)	deciduous
Yamazakura(<i>Prunus jamasakura</i>)	deciduous
Kuroki(<i>Symplocos lucida</i>)	evergreen
Hime-yuzuriha(<i>Daphniphyllum teijsmanni</i>)	evergreen
Yamamomo(<i>Myrica rubra</i>)	evergreen

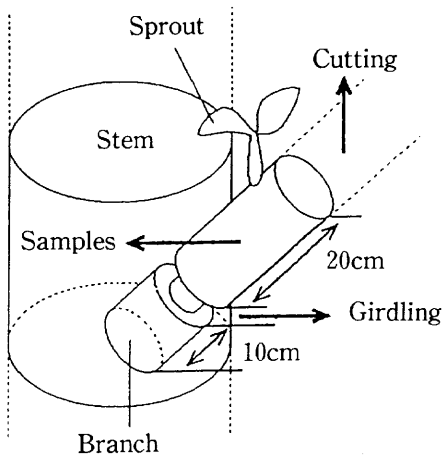


Fig.1. The sprouting at the branch and the position of collecting samples.

樹種とも同様の傾向を示した。そこで、クロキの結果を例にとって、説明している。

クロキの枝では萌芽は基部から2本が発生しており、6月中旬には、それぞれ長さが3cm程度であった。この萌芽基部から1cm下部、2cm下部および1cm上部の3ヶ所の円板について、形成層帯付近の様子を観察した(Fig.2)。まず、萌芽基部の1cm真下で、新生木部細胞の寸法の拡大、道管への分化、二次壁形成を観察した。その結果、円周方向に幅1.5cmにわたって、木部形成が始まっているのが認められた(Fig.3)。しかし、他の部位では、形成層帯細胞の細胞分裂が始まっておらず、木部形成は認められなかった(Fig.4)。つぎに、萌芽基部の2cm真下では、新生木部細胞が生まれ、数細胞が道管に分化しており、幅1.6cmの範囲で木部形成が始まっていた(Fig.5)。なお、他の部位では木部形成は始まっていなかった(Fig.6)。さらに、萌芽基部の1cm上部の円板では、一次壁帯における新生木部細胞の形成が認められず、木部形成は始まっていなかった(Fig.7)。このように、6月中旬のクロキの萌芽周辺においては、萌芽基部より1cm下部と2cm下部で、木部形成が進行していたが、萌芽基部より1cm上部では木部形成が始まっていなかった。

上述したように、他の樹種(ヒメズリハ、ヤマモモ、エゴノキ、ネジキ、ヤマザクラ)でもクロキと同様な結果を示した。つまり、各樹種とも、1)萌芽の発生と成長が引き金となって木部形成が始まるとともに、2)萌芽の基部から始まった木部形成は枝の下方に向かって進行することがわかった。

このことから、これら散孔材樹種では、樹冠におけ

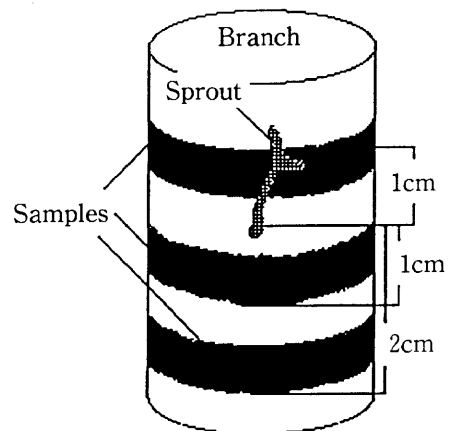


Fig.2. The position of collecting samples at the branch of kuroki.

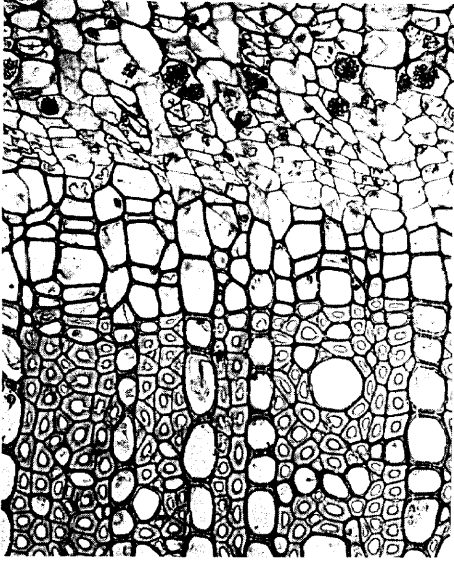


Fig.3. Transverse section of the cambial zone:samples were collected from just 1cm lower part from the base of the sprout in the branch of kuroki.

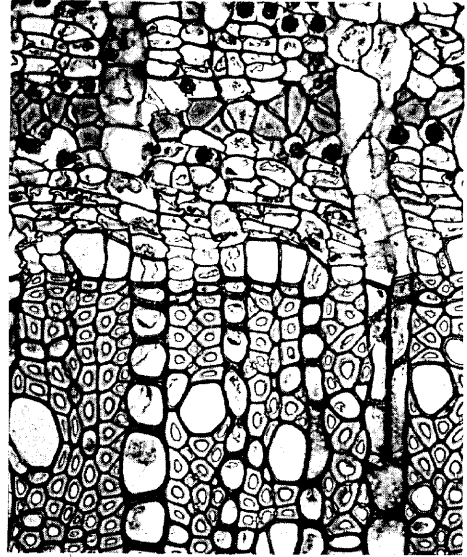


Fig.5. Transverse section of the cambial zone:samples were collected from just 2cm lower part from the base of the sprout in the branch of kuroki.

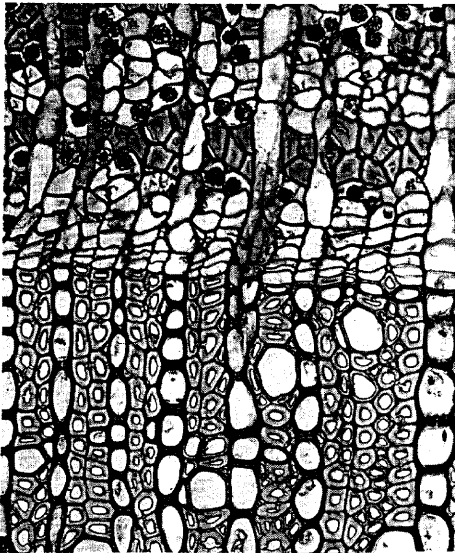


Fig.4. Transverse section of the cambial zone:samples were collected from 2cm leftward part in tangential direction of Fig.3.

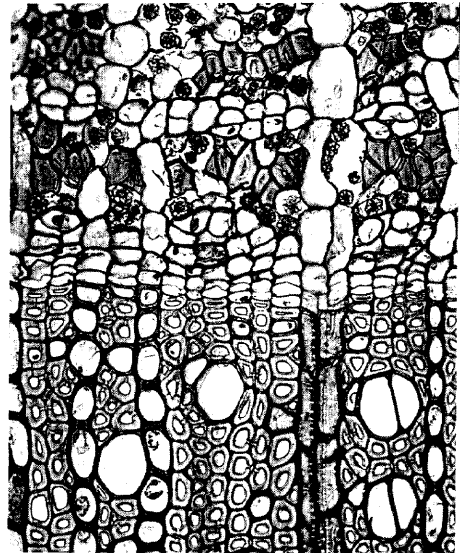


Fig.6. Transverse section of the cambial zone:samples were collected from 2cm leftward part in tangential direction of Fig.5.

る芽の成長と樹幹での形成層活動との間には密接な関係があり、木部形成の開始は樹幹の上方から下方に向かって進行することが推測された。

なお、この研究に用いた樹種では、芽の成長と発達引き金になって樹幹の木部形成が始まるとみなせたが、これら6樹種はすべて散孔材樹種であり、これら以外の環孔材樹種や放射孔材樹種では、異なる結果が得られる可能性も考えられる。今後、広範囲の樹種を対象にして、木部形成のしくみについての研究を展開する予定である。

2. 萌芽基部付近の二次壁形成

新生木部細胞の二次壁形成には、1) 道管の二次壁形成が他の細胞よりも優先されるタイプとして、環孔材および半環孔材的な散孔材、2) 特定の細胞が優先して二次壁を形成することはなく、放射組織を除く全新生細胞の二次壁形成が同時に進行するタイプとして散孔材、3) 道管の二次壁形成が他の細胞よりも遅れる傾向があるタイプとして散孔材を既に報告している(雉子谷ら, 1991)。したがって、この研究に用いた散孔材樹種6種は、通常の新生木部細胞の二次壁形成は2)か3)のタイプと考えられるが、萌芽からの刺激によって始まった木部形成は、通常の木部形成にくらべ、細胞壁を構成する化学物質の不足、IAAなどの成長ホルモンの量の変化、萌芽の発生にともなう水分通導の変化など、

幾つかの因子の影響を複雑に受ける可能性を想定できる。

そこで、萌芽による木部形成に関連させて、新生木部細胞の二次壁形成について検討した。

ヤマモモの萌芽基部0.5cm真下の形成層帯付近の様子を、Fig.8に生物顕微鏡写真で、Fig.9に偏光顕微鏡写真で示している。Fig.9で、広く光って見える部分は二次壁形成が顕著な細胞であり、暗く沈んでいる部分は二次壁形成が認められない一次壁帯細胞である。すなわち、放射組織を除く全ての新生木部細胞で、ほぼ同時に二次壁形成が進行しており、Fig.9は2)のタイプと考えられる。すなわちヤマモモの通常の木部形成でみられる新生木部細胞の二次壁形成と、同じ経過を示している。なお、クロキ、ヒメズリハ、ネジキでも、ヤマモモと同様の結果が観察された。

ところで、エゴノキと、ヤマザクラでは、上に述べた4樹種と違った結果が観察された。たとえば、ヤマザクラの萌芽基部0.5cm真下の形成層帯付近の様子は、Fig.10とFig.11に示されている。Fig.10では新生木部細胞は20~25細胞がつくられているが、Fig.11で二次壁形成が進行しているのは道管とその周囲の数細胞だけである。つまり、道管とその周囲の細胞は、他の細胞にくらべて、極端に早い時期に二次壁を形成しており、これは1)タイプであった。エゴノキでも、

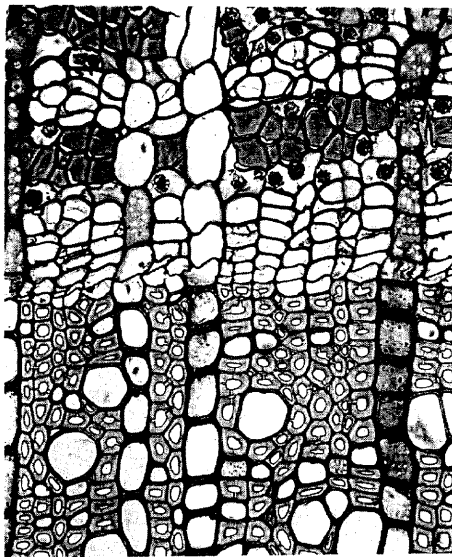


Fig.7. Transverse section of the cambial zone: samples were collected just 1cm upper part from the base of the sprout in the branch of kuroki.

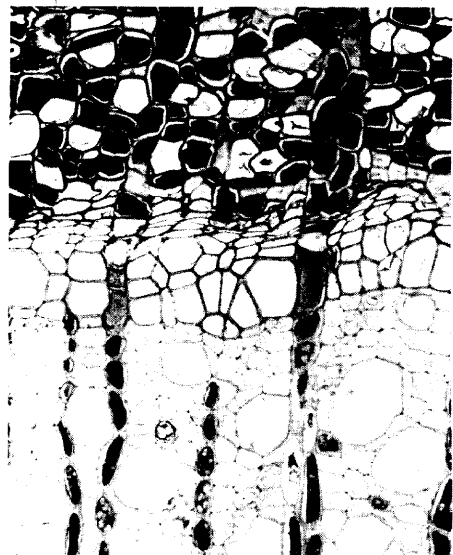


Fig.8. Xylem development in transverse section: samples were collected from just 0.5cm lower part from the base of the sprout in the branch of yamamomo.

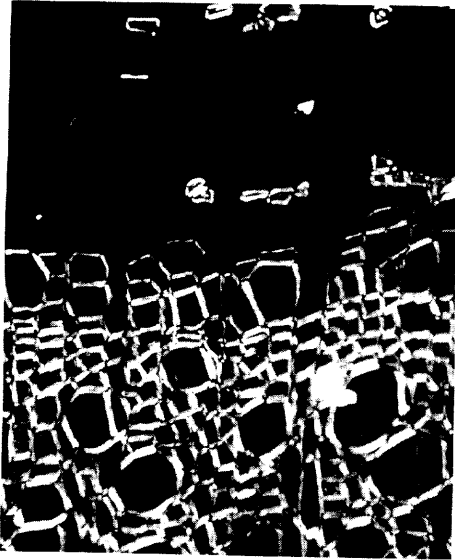


Fig.9. Polarizing photograph of Fig.8.

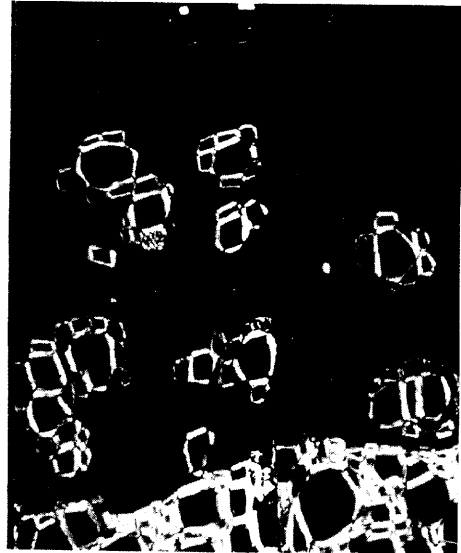


Fig.11. Polarizing photograph of Fig.10.

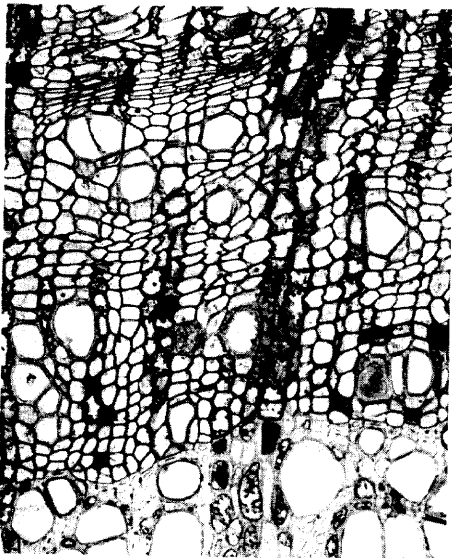


Fig.10. Xylem development in transverse section: samples were collected from just 0.5cm lower part from the base of the sprout in the branch of yamazakura.

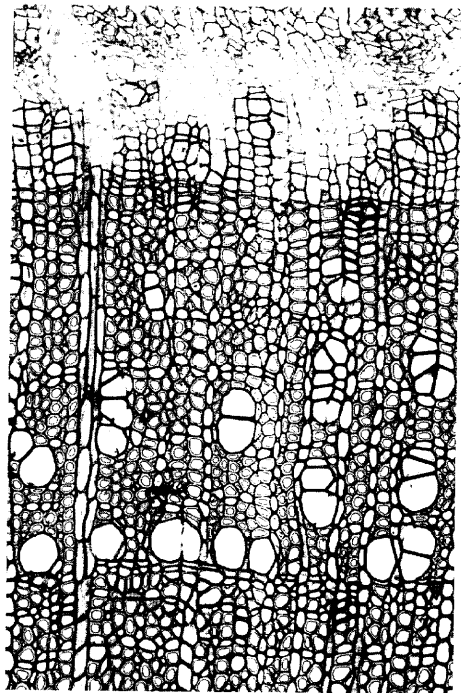


Fig.12. Xylem in the branch of egonoki(Trans. sect.). Earlywood vessel elements which were formed in the current year and previous year were observed.

ヤマザクラと同様の結果がみられた。すなわち、エゴノキやヤマザクラでは、通常の樹幹にみられる木部形成では2)のタイプであり、萌芽による木部形成との間に、新生木部細胞の二次壁形成パターンの違いが認められた。

3. 萌芽基部付近の道管形状

エゴノキの萌芽基部における木部形成の様子を、Fig.12に示している。エゴノキでは当年生の道管は、前年の早材部道管よりもその直径が小さいことが観察された。

そこで、6樹種のすべてについて、萌芽による木部形成で作られた道管と前年輪の早材部道管の形状を測定し、横断面積の測定結果をFig.13に示している。すなわち、クロキ、ヒメユズリハ、ヤマモモでは萌芽による道管の横断面積は前年と比較して10~20%の減少にすぎないが、エゴノキ、ネジキ、ヤマザクラでは道管の横断面積が前年より50~70%減少している。ここで、前の3樹種は常緑性樹種であり、後の3樹種は落葉性樹種である。つまり、常緑性樹種よりも落葉性樹種のほうが、萌芽による道管は前年の早材部道管にくらべて小さくなる傾向が認められた。

これらの原因はわからないが、萌芽による木部形成であるために生じた変化、また、その変化への反応性の樹種間差異など、種々の因子の存在が推測され、それらが複雑に絡み合い、道管の形状に影響を及ぼすものと考えられた。

要 約

芽の存在を木部形成と関係づけて検討するために、広葉樹散孔材樹種6種を対象に、枝の上部を切断して萌芽を生じさせ、萌芽が木部形成に及ぼす影響を観察研究した。

1)萌芽が発生し、そのあとの成長が引き金となって枝の形成層活動が始まり、形成層活動は萌芽の基部から始まり、枝の下方に向かって進行することがわかった。

2)エゴノキとヤマザクラでは、通常の樹幹における木部形成と萌芽による木部形成との間で、新生木部細胞の二次壁形成のパターンに違いがみられた。すなわち、これら2樹種では、道管の二次壁形成が他の木部要素よりも優先して進行した。

3)萌芽により形成された道管の大きさは、前年の早材部に形成された道管に比べて、小さくなる傾向を認めた。なお、その減少割合は、常緑性樹種におけるよりも落葉性樹種において大きかった。

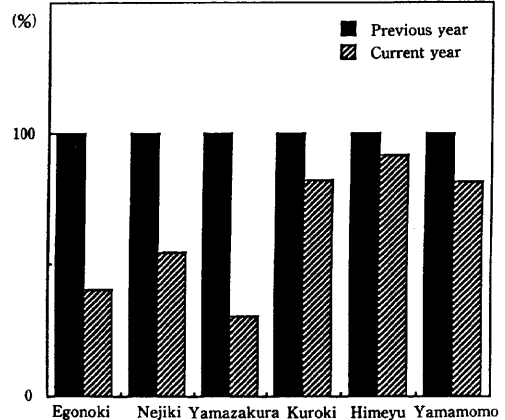


Fig.13. Comparison of the areas of earlywood vessel elements formed in the current year to those in previous year in the branches of six species.

文 献

- Digby, J. and P.F. Wareing 1966a The effect of applied growth hormones on cambial division and differentiation of the cambial derivatives. *Ann. Bot.*, **30**(119): 539-548
- Digby, J. and P.F. Wareing 1966b The relationship between endogenous hormone levels in the plant and seasonal aspects of cambial activity. *Ann. Bot.*, **30**(120): 607-622
- Dougherty, P.M., R.O. Teakey, J.E. Phelps, T.M. Hinckley 1979 Net photosynthesis and early growth trends of a dominant white oak (*Quercus alba* L.). *Plant physiol.*, **64**: 930-935
- 池田武文 1984 樹木の水分導管性について。福岡の植物, **10**: 197-212
- 今川一志・石田茂雄 1972 樹木の木部形成に関する研究 (III) 数種環孔材樹種における越冬細胞の存在。北大演 **29**(2): 207-221
- 河澄恭輔・雫子谷佳男・小田一幸・堤 壽一 1990 広葉樹形成層活動の季節経過—春から夏にかけての観察—。日林九支研論, **43**: 217-218
- 雫子谷佳男・小田一幸・堤 壽一 1991 広葉樹形成層活動の季節経過 (II)—夏から秋にかけての観察—。日林九支研論, **44**: 233-234
- 雫子谷佳男・小田一幸・堤 壽一 1992 広葉樹形成層活動の季節経過 (III)—ヤマザクラの木部形成開始に及ぼす萌芽の影響—。日林九支研論, **45**: 155-156
- Ladefoged, K. 1952 The periodicity of wood formation, 島地ら編: 木材の組織, 森北出版, 東京, 32-33 頁
- Larson, P.R. 1960 A physiological consideration

of the springwood-summerwood transition in red pine. Forest Sci., 6: 110-122
Larson, P.R. 1969 wood formation and the concept of quality. Yale university, New Haven,

p27-32
島地謙 1979 樹木の形成層活動, 木材研究資料, 13: 43-44

Summary

This study aimed to examine the relationship between crown development and cambial activity in the stem of broad-leaved trees. Hence the effects of sprouting on xylem formation at the branch of six diffuse-porous species were observed. The following conclusions were obtained.

1) The newly formed sprouts influenced the cambial cell activity in the decapitated branches, and the cambial activity initiated at the bases of the sprouts and extended toward the lower parts of the branches (Figs. 3-7).

2) In *egonoki* (*Sytrax japonica*) and *yamazakura* (*Prunus jamasakura*), the secondary cell wall formation of vessel elements initiated and then a few of the surrounding cells followed (Figs. 10 and 11). In the other four species, *nejiki* (*Lyonia ovalifolia*), *kuroki* (*Symplocos lucida*), *hime-yuzuriha* (*Daphniphyllum teijsmannii*) and *yamamomo* (*Myrica rubra*), the secondary cell wall formation of xylem components except ray cells initiated simultaneously (Figs. 8 and 9).

3) As a result of observation on the branch shown in Fig. 12, the diameters of earlywood vessel elements formed in the current year were smaller than those in previous year. Hence the decrease rates of the area of the individual vessel element in transverse section were examined in six species. The results indicated that decrease rates of deciduous species were higher than those of evergreen species (Fig. 13).