

針葉樹二次木部放射柔組織のエイジングに伴う細胞生存率の変化

野 淵 正・高 原 繁・原 田 浩

Studies on the survival rate of ray parenchyma cells with ageing process in coniferous secondary xylem.

Tadashi NOBUCHI, Shigeru TAKAHARA and Hiroshi HARADA

要 旨

針葉樹について、辺材部の放射柔細胞が形成層からの加齢すなわちエイジングの過程で示す変化を、細胞生存率という観点から調べた。得られた結果は以下の通りである。

1. 放射柔細胞が壊死し始める位置からは、3つの型に分類された。すなわち、Ⅰ型：辺材部のすべての放射柔細胞が生存しているタイプ（アカマツ・ゴヨウマツ・イチイ・アスナロ・ネズミサシ・コノテガシワ）。Ⅱ型：辺材内層部において放射柔細胞が壊死し始めるタイプ（スギ・ヒノキ・カヤ・トガサワラ・ツガ）。Ⅲ型：辺材外層部において放射柔細胞が壊死し始めるタイプ（モミ・カラマツ・トドマツ・ヨーロッパトウヒ）である。
2. 辺材中で壊死する放射柔細胞中には、脂質（スギ・ヒノキ等）、結晶（モミ・ヨーロッパトウヒ）、タンニン（ツガ・カラマツ）等が含まれていたが、すべての樹種において、でんぷんは全く存在しなかった。
3. 辺・心材境界またはその近くで、細胞生存率が急激に低下する場合は、生理学的に見て、辺・心材の境界が明確な樹種と推定される。

1. は じ め に

樹木の辺材は、生立時に生細胞を持っていることは論を待たないが、この生細胞を柔細胞に限定して考える時、すべての柔細胞が辺材中で生きているとは必ずしも断定できないようである。たとえば深沢ら¹⁾は、心材形成機構に関する研究の中で、スギの辺材内層部において放射柔細胞の一部が死ぬことに触れているし、ZIEGLER²⁾も *Quercus* について辺材部で柔細胞の一部が死に始めることを報告し、さらに細胞の生存率という考え方を示している。すなわち辺材部を構成する柔細胞群は、組織全体を見れば辺・心材境界まで生きているが、個々の細胞においては辺材中で壊死する場合があります、しかもこれら辺・心材境界に至るまでに壊死する柔細胞の位置や割合等には、樹種的な特性があるものと推定される。

ところで、二次木部における樹木生理、とりわけ、心材形成の問題を考える時、個々の柔細胞の特徴を把握してこそ始めて柔細胞群全体についての判断が可能となり、これらの問題の解明に近づけるものと思われる。そこで本報告では、二次木部を構成する柔細胞についての基礎的な知見を得るために、柔細胞、とりわけ重要な放射柔細胞を中心に、加齢すなわちエイジングに伴う細胞生存率の変化について、針葉樹の多くの樹種について調べることにした。

Table 1 Description of sample trees

Species		Axial parenchyma*	Resin canal	Distinction of sapwood -heartwood boundary**	Width of sapwood (cm)	Age of sapwood (year)	D.B.H. (cm)	Date of sampling	Note
Togasawara,	<i>Pseudotsuga japonica</i> BEISSN.	+ (t)	+	+	1.8	14	21	June 15, 1978	Kyoto
Karamatsu,	<i>Larix Leptolepis</i> GORD.	+ (t)	+	+	2.2	15	35	May 18, 1978	Ashiu
Yôroppatôhi,	<i>Picea abies</i> KARST.	-	+	-	10.9	11	25	June 24, 1978	Shibechea
Akamatsu,	<i>Pinus densiflora</i> SIEB. et ZUCC.	-	+	±	8.0	26	30	May 29, 1977	Kyoto
Goyômatsu,	<i>Pinus pentaphylla</i> MAYR var <i>Himekomatsu</i> MAKINO	-	+	+	3.7	13	20	Jan. 16, 1979	"
Inumaki, †	<i>Podocarpus macrophyllus</i> D. DON	+ (d)	-	—	—	—	17	June 15, 1978	"
Rakanmaki, †	<i>Podocarpus macrophyllus</i> D. DON var <i>Maki</i> SIEB.	+ (d)	-	—	—	—	16	"	"
Nagi, †	<i>Podocarpus maki</i> ZOLL. et MORITZ.	+ (d)	-	—	—	—	20	"	"
Inugaya,	<i>Cephalotaxus harringtonia</i> K. KOCH	+ (d)	-	—	—	—	15	Dec. 21, 1978	"
Momi,	<i>Abies firma</i> SIEB. et ZUCC.	+ (s)	-	-	4.1	14	20	June 14, 1977	"
Tsuga,	<i>Tsuga sieboldii</i> CARR.	+	-	±	5.0	29	20	May 28, 1979	"
Todomatsu,	<i>Abies sachalinensis</i> FR. SCHUM.	+ (s)	-	-	4.5	10	25	June 24, 1978	Shibechea
Sugi,	<i>Cryptomeria japonica</i> D. DON	+	-	+	4.1	12	25	June 13, 1978	Kyoto
Hinoki,	<i>Chamaecyparis obtusa</i> ENDL.	+	-	+	2.9	14	30	Jan. 16, 1979	"
Konotegash wa,	<i>Thuja orientalis</i> L.	+	-	+	2.5	17	15	June 9, 1979	"
Asunaro,	<i>Thujopsis dolabrata</i> SIEB. et ZUCC.	+	-	+	2.0	14	15	May 28, 1979	"
Nezumisashi,	<i>Juniperus rigida</i> SIEB. et ZUCC.	+	-	+	0.9	12	20	June 9, 1979	"
Ichii,	<i>Taxus cuspidata</i> SIEB. et ZUCC.	-	-	+	1.2	13	13	June 15, 1978	"
Kaya,	<i>Torreya nucifera</i> SIEB. et ZUCC.	-	-	+	7.0	17	30	"	"
Kôyamaki, †	<i>Sciadopitys verticillata</i> SIEB. et ZUCC.	-	-	—	—	—	18	"	"

* +(t): terminal, +(d): diffuse, +(s): scarce

** +: distinct, ±: less distinct, -: obscure

† Specimen blocks include no heartwood

本研究に当って試料木の提供を得た京都大学農学部附属演習林——北海道演習林、芦生演習林、上賀茂試験地、本部試験地——の関係者各位に、ここに記して感謝の意を表明します。

2. 試料および実験方法

本実験の樹種の選定に当っては、分類学的に見て多くの科・属にわたるように、また二次木部を構成する柔細胞の種類をも考慮した。使用した針葉樹20種についての概要を、表1に示す。ところで柔細胞について観察を行う時、その内容物が季節的に変化するかどうかを検討することは重要な問題であり、特に貯蔵物質については必須のことと考えられる。しかし本実験の目的は細胞の生存率を明らかにすることであり、しかも後述するように生存率の測定は年輪単位で行ったので、季節的な検討は除外してもさしつかえないと判断した。

各々の供試木から生長錐（直径7mm）で、形成層から心材に至る木片を採取し、3%グルタルアルデヒドで固定後、凍結マイクロームで25 μ m厚のまさ目切片を作製した。主としてサフラニン・ライトグリーン染色により核を中心に観察したが、他の内容物の変化もあわせて観察する目的で、スタンⅣ（脂質）、ヨウ素ヨウ化カリウム（でんぷん）、硫酸第一鉄（タンニン）染色をも用いた。

放射柔細胞の生存率の測定法は、核の形態および染色性を基準に健全な核かどうかを判断し、1年輪毎に放射柔細胞列（100列以上）に対する健全な核を持つ放射柔細胞列の百分率で示した。

なお本報告における年輪数の取り方は、形成層を基準にし、当年輪を第1年輪として定めることにした。また表1に示す記述のうち辺材幅・辺材年数はすべての放射柔細胞が壊死する位置を辺・心材境界と判断して、これを基準に測定した値である。着色心材を持つ樹種の場合、肉眼的に見た辺・心材の境界は、細胞の生・死から判断した上記の境界と、少くとも年輪のオーダーでは一致していた。

3. 結 果

3-1 エイジングに伴う放射柔細胞生存率の変化

核を中心に各年輪毎に放射柔細胞の生存率を測定し、形成層からの年輪数で整理した結果、生存率曲線は樹種により様々のパターンを示した。ところで、辺・心材の問題を考える時、形成層からの年数と距離の両要素が関与してくるが、ここでは放射柔細胞の形成層からの年数を重視して、辺材中のどの位置で壊死し始めるかを基準に分類してみると、次の3つのタイプに区分できることがわかった。すなわち、

I型：辺材部のすべての放射柔細胞が生存しているタイプ

アカマツ、ゴヨウマツ、イチイ、アスナロ、ネズミサシ、コノテガシワがこれに属する。1例としてイチイにおける測定結果を図1-aに示す。すなわち辺材部のすべての放射柔細胞中に貯蔵物質等が含まれ、辺材最内部ですべての放射柔細胞が壊死してしまう。従ってその境界はかなり明確である。

II型：辺材内層部において放射柔細胞が壊死し始めるタイプ

スギ、ヒノキ、カヤ、トガサワラ、ツガがこれに属する。辺材の中層部まではすべての放射柔細胞が生存しており、樹種により異なるが辺材中層あるいは内層部から生存率が低下する。スギおよびツガにおける結果を、図1-b, cに示す。ヒノキ、カヤ、トガサワラはおおむねスギに

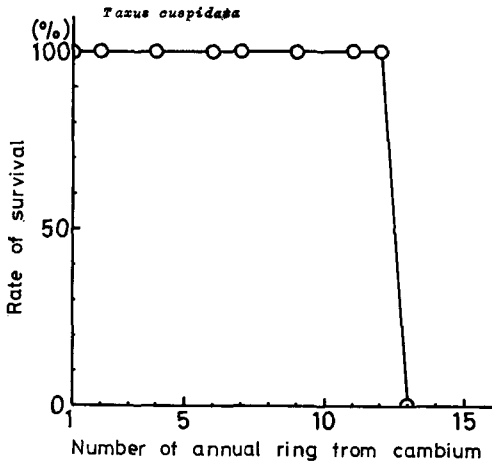


Fig. 1-a

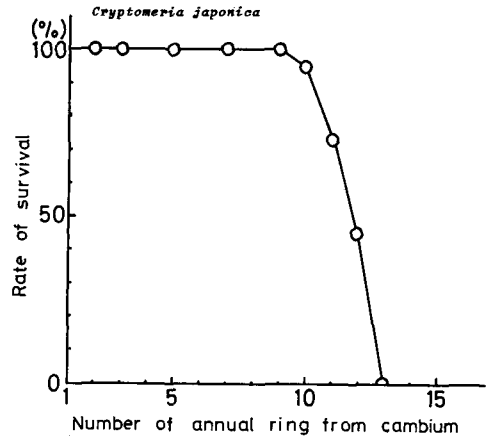


Fig. 1-b

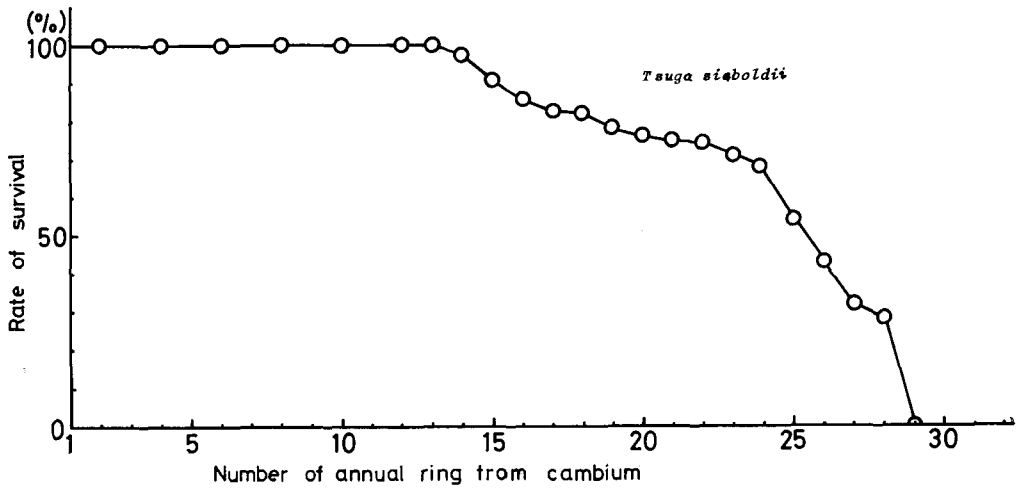


Fig. 1-c

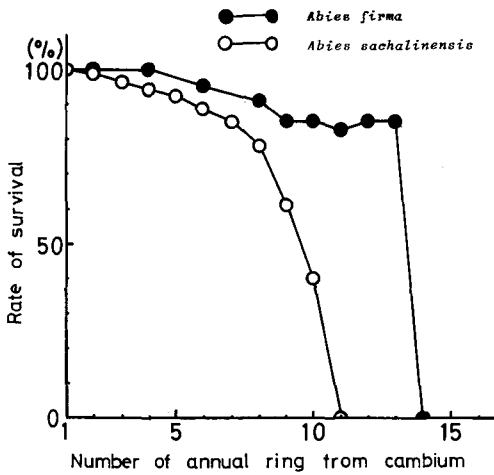


Fig. 1-d

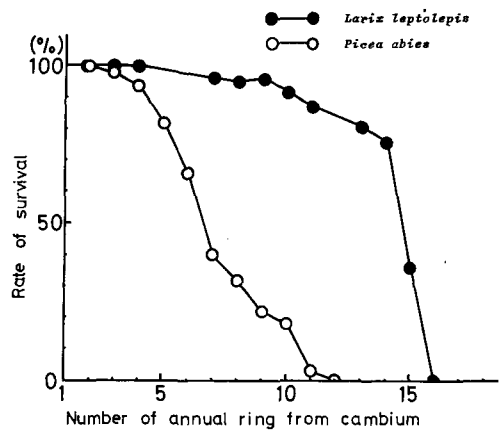


Fig. 1-e

Fig. 1 The rate of survival of ray parenchyma cells from cambium to pith.

類似したパターンを示した。このタイプに共通していることは、多くの場合放射柔組織の上・下両端の細胞列（スギ、ヒノキ、カヤ）又は放射仮道管に接した細胞列（トガサワラ、ツガ）から壊死し始めることであり、辺・心材境界に近づくに従って放射柔組織の上・下端の細胞から中央部にも死細胞の数を増して行った。スギにおける例を写真1に示す。

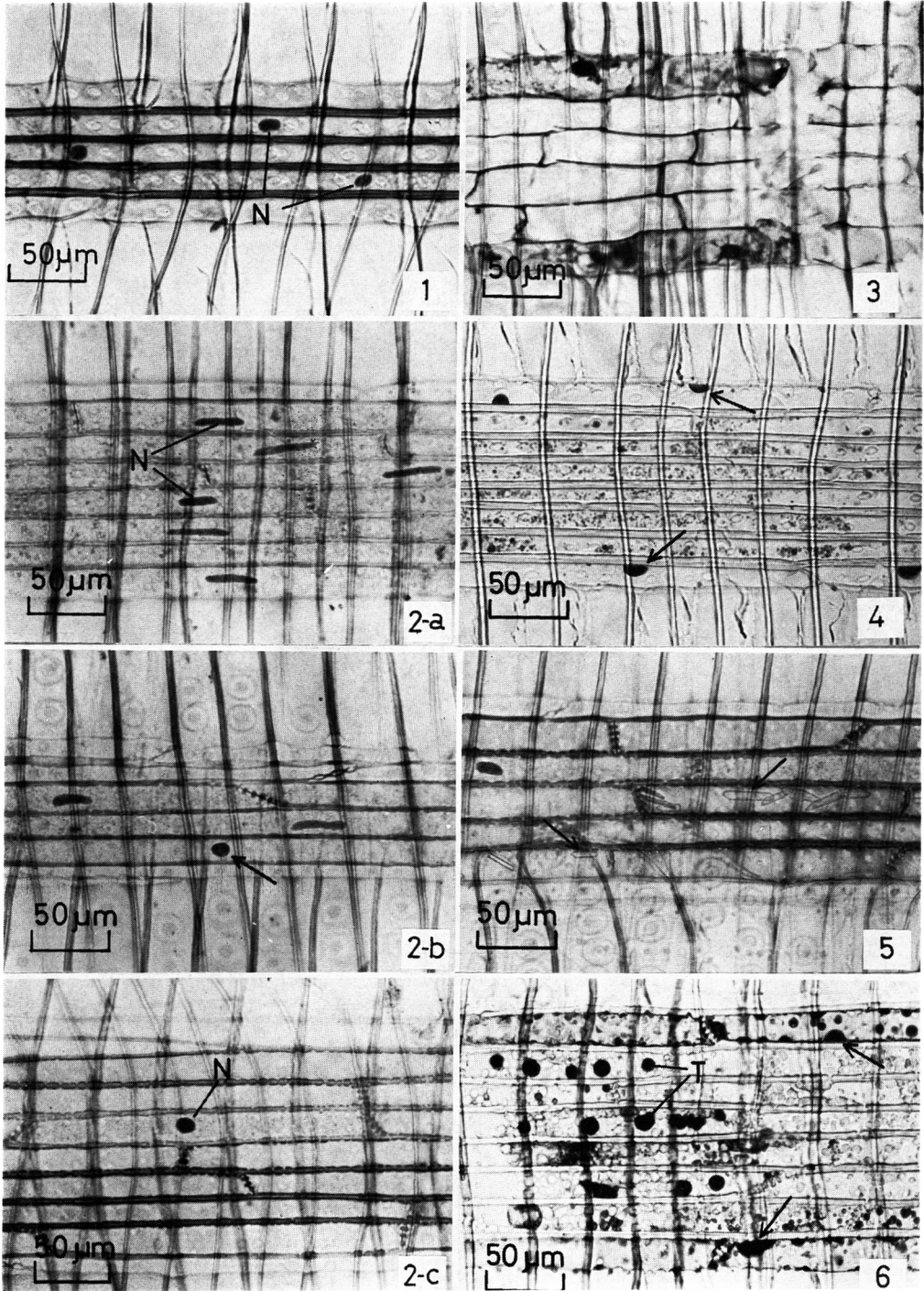
■型：辺材外層部において放射柔細胞が壊死し始めるタイプ

モミ、カラマツ、トドマツ、ヨーロッパトウヒがこれに属する。モミ、トドマツを図1-dに、カラマツ、ヨーロッパトウヒを図1-eに示す。このタイプにおいても、放射柔組織の上・下両端の細胞列（モミ、トドマツ）あるいは放射仮道管に接した放射柔細胞列（カラマツ、ヨーロッパトウヒ）から壊死し始めることが特徴的である。しかしモミ、カラマツの生存率は辺材内層部においても比較的高い値を示すのに対し、トドマツ、ヨーロッパトウヒでは、辺材外層部から生存率の低下は著しく、辺材内層部での生細胞はかなり減少している点が特異的であった。辺材外層から内層部にかけて生細胞が減少してゆく過程を写真2-a, b, cに示す。

コウヤマキ、イヌマキ、ラカンマキ、ナギ、イヌガヤの供試木は、心材化が見られなかった。従って今後の研究に問題を残しているが、本実験で観察された特徴について記しておく。コウヤマキでは、形成層から20年位まではすべての放射柔細胞は生存しており、その後生存率は急激に低下する。しかし生存率の低下に際しては、上記の樹種とは異なり、放射柔組織の中央部の細胞列から死に始め、上・下端の細胞の中にはかなり長期間生存するものがあると推定された（写真3）。またイヌマキ、ラカンマキ、ナギ、イヌガヤについては、髓近くまですべての放射柔細胞が生存しており、辺材幅および辺材年数が相当広いものと思われる。これら4樹種は、柔細胞の構成から見ると、軸方向柔細胞が散在して多く存在するグループに属している点を考えると興味深い。これらに関しては柔細胞種間の内容物の比較の観点から別に報告したいと思う。

以上、放射柔細胞の生存率の変化を3つのタイプに分けて記述した。ところで放射柔細胞以外の柔細胞種——軸方向柔細胞、樹脂道を構成する柔細胞——についてはどうであろうか。これらの柔細胞は、針葉樹の場合放射柔細胞に比べて一般に構成割合も少く、また放射柔細胞のように形成年次に関連して連続的に観察できない。そこでここでは、エイジングに伴って観察された若干の特徴について触れるにとどめる。軸方向柔細胞は辺材内層部まで生存しているが、樹種によっては放射柔細胞よりもやや早く壊死する場合があると思われる。エピセリウム細胞では、

- Photo. 1 Inner sapwood of Sugi showing the dying of upper and lower cell rows of parenchyma. Safranin-light green. N: nucleus.
- Photo. 2 Changes of ray parenchyma nuclei from outer to inner sapwood of Yōroppatōhi. Safranin-light green. (a) outermost sapwood. All ray parenchyma cells contain oblong elliptical nucleus. (b) central sapwood, nucleus rounding off (arrow). (c) inner sapwood almost all the cells contain no nucleus.
- Photo. 3 Raidal section of Kōyamaki showing the upper and lower cell rows containing nuclei. 24-25 annual ring. Safranin-light green.
- Photo. 4 Inner sapwood of Sugi showing lipid droplets attached to the cell wall (arrows). Sudan IV.
- Photo. 5 Inner sapwood of Yōroppatōhi showing the crystals (arrows) in the dead cells. Safranin-light green.
- Photo. 6 Inner sapwood of Tsuga showing two types of tannic materials. T shows the tannin contained in the vacuole of living cells and arrows show the tannin in the dead cells. FeSO₄.



薄壁のものはおおむね辺・心材境界まで生存するが、厚壁のものは辺材外層部でほとんどの細胞が壊死すると思われる。たとえばカラマツでは、第2年輪の水平樹脂道ですでに核を消失していた。さらに垂直樹脂道の周辺部を取り巻く柔細胞ストランドは、辺・心材境界まで生存するもの

と思われる。

3-2 放射柔細胞内容物の変化

壊死した放射柔細胞中の内容物について共通していることは、貯蔵物質としてのでんぷん粒を全く含まないことである。脂質については、少なくともスタンⅣで赤染する顆粒を持つ場合が多く、スギ、ヒノキ、カヤ、トガサワラ、モミ、カラマツ、ヨーロッパトウヒにおいては、脂質が半円形に細胞壁に付着した形態（写真4）で存在するのが特徴的であった。このような死細胞中の脂質の形態は、核を持っている細胞すなわち生細胞中の脂質が細胞質中に分散した形態を示すのとは対照的であり、この点で脂質についても生細胞・死細胞が区別されることを示している。これに反してトドマツの場合は、辺材外層部で放射柔組織の上・下端の細胞が壊死する場合には脂質は存在せず、辺・心材境界で死ぬ時は脂質が細胞壁に付着した形態を示す。このような相違は、形成層からの年数に関連した放射柔細胞の役割の相違の現れであろうと推定された。またコウヤマキ、ツガには死細胞中に脂質が観察されなかった。

その他の内容物としては、モミ、ヨーロッパトウヒにおいて結晶が観察された（写真5）。なお、須藤³⁾は、ヨーロッパトウヒの放射柔細胞中には結晶が存在しないとしており、今回の観察はこの報告とは相違していた。また放射柔細胞中にタンニンを持つ樹種では、死細胞中にもタンニンを含む場合があった（ツガ、カラマツ）。ここではツガを例として写真6に示す。ただし生細胞中では液胞に貯えられた形態を示しているが、死細胞中では細胞壁に付着した形態を示した。さらに肉眼的に着色心材を持つ樹種では、心材の放射柔細胞中に一般に着色物質が観察されるが、たとえばスギの場合、着色物質を含まない細胞があり、これらは辺・心材境界より外側で壊死した細胞に相当するものと思われる。すなわち心材の着色物質の形成には、直接的には辺・心材境界で壊死する細胞が関与していると推定される。従って辺・心材境界で高い生存率を示す樹種は、多くの生細胞が一斉に辺・心材境界で壊死することを意味し、生理学的に見て辺・心材境界が明確なグループと言うことができよう。

4. 考 察

柔細胞のエイジングに伴う変化を、細胞生存率という観点から検討した結果、放射柔細胞が壊死し始める位置によって、3つのタイプに分類できることがわかった。各々の生存率の変化は各樹種に特有のものと考えられるが、これらが分類学的に見て属としての特徴と見なし得るかどうかは、今回の観察のみからはわからない。また二次木部を構成する柔細胞の種類から分類した場合、共通した生存率の変化を示さないと判断された。

他方、生存率曲線の変化のしかたを見る時、辺材内層部まで比較的高い生存率を示し、辺・心材境界で急激に生存率が低下する樹種すなわちⅠ型およびⅡ・Ⅲ型の一部においては、肉眼的に見て辺・心材境界の区別が明確な樹種が属している場合が多かった。これは心材中の放射柔細胞内の着色物質を考える時、辺・心材境界で壊死する細胞中に着色物質が形成される傾向にあること⁴⁾を考えると、うなずけることである。ここで心材色を元にした辺・心材境界の区別はさておくとして、生存率曲線が辺・心材境界で急激に低下する樹種では、生理学的に見た辺・心材境界が明確であると言いかえることが出来る。いずれにしても、放射柔細胞は形成層からのエイジングの過程で、役割分担をしている場合があると判断される。

引用文献

- 1) FUKAZAWA, K. and HIGUCHI, T. : Studies on the mechanism of heartwood formation V. RNA content in the ray parenchyma cells, *J. Japan Wood Res. Soc.*, **12** (5), 221-226 (1966)
- 2) ZIEGLER, H. : Biologische Aspekte der Kernholzbildung, *Holz als Roh-und Werkstoff*, **26** (2), 61-68 (1968)
- 3) 須藤彰司: トウヒ属の木材解剖学的性質とその地理的分布・分類との関連, 林業試験場研究報告, No. 215, 39-130 (1968)
- 4) 野淵 正, 吉村慶子, 原田 浩: スギの心材形成の季節に関する細胞学的検討 (I), 第29回日本木材学会大会研究発表要旨, 55 (1979)

Résumé

In order to obtain some fundamental information on the role of wood parenchyma, the rate of survival of ray parenchyma cells was investigated.

Specimen blocks were taken from 20 coniferous trees by means of an increment borer. The blocks, which included sapwood and heartwood, were fixed in 3% glutaraldehyde. Series of radial-longitudinal sections were cut to cover the distance from cambium to pith and stained with safranin-light green. Other staining methods were also employed.

From the position of the dying of ray parenchyma cells, survival curves showed three types. Type I: All cells survive from cambium to the transition zone between sapwood and heartwood (Akamatsu, Goyômatu, Ichii, Asunaro, Nezumisashi, Konotegashiwa). Type II: A part of ray parenchyma cells die in the inner sapwood (Sugi, Hinoki, Kaya, Togasawara, Tsuga). In this type the dying of the ray cells starts generally in the upper and lower cell rows of ray parenchyma or in the cell rows adjacent to ray tracheids. Type III: A part of ray parenchyma cells die in the outer sapwood (Momi, Karamatsu, Todomatsu, Yôroppatôhi).

From the lightmicroscopy, the inclusions of dead cells were lipid (Sugi, Hinoki etc.), crystals (Momi, Yôroppatôhi) and tannic materials (Tsuga, Karamatsu) and no starch grains were observed in all species investigated.

The tree species which showed abrupt decrease of the rate of survival in the inner sapwood or the transition zone between sapwood and heartwood would belong to the group having physiologically distinct boundary between sapwood and heartwood.