

チロースの生成について (総説)*

貴 島 恒 夫**

Tsuneo KISHIMA** : Review on the Tylosis Formation in Hardwood Vessels.

広葉樹材中への液体の浸透を一義的に支配しているとみなされる道管内チロースの、発達程度を理解する上において、チロースの生成過程を追究することは木材組織学的に興味深いものがある。

国際木材解剖学者連合 (I. A. W.A.) 制定の用語集⁹⁾に定義されているところでは、チロース (tylosis, pl. tyloses) は“道管の側膜の膜孔をとおして、隣接する放射柔細胞または軸方向柔細胞が膨大し、道管の細胞内腔の一部あるいは全部をふさいだもの”となつている。

筆者ら⁹⁾ (伊藤・貴島) はかつて (1953), 既往の文献にあらわれたこの種の定義を通覧総説したが、当時はまだ電子顕微鏡的知見はなく、チロースの生成過程についてもその知見は上記定義の意味する結果的な表現領域を出ないものであつた。

すなわち、組織学的にも例えば

1) 道管に隣接している放射柔細胞あるいは木部柔細胞が道管内に膨出するとすれば、本来その道管と柔細胞との間に存在していた半縁膜孔対の膜孔膜 (閉鎖膜) はどうなるのか?

2) チロースがその大きさを増し、その膜を肥厚せしめる機構は?

3) チロースとチロース、あるいはチロースと道管内壁の間にも細胞間層のような接合層が見られるか?

4) チロース膜にも一般細胞膜同様の成層構造があるのか? また硬膜チロース (sclerotic tylosis) の膜が肥厚する機構は?

5) チロース相互間にも一般細胞相互間に見られるような膜孔が存在するか? もしあるとすれば、それにも膜孔膜に相当する隔膜が存在するか?

6) チロースは放射柔細胞に由来するものが多く、それに較べると木部柔細胞に由来するものがはなはだ少ない理由は?

などの疑問がまず浮び上ってくる。そしてこれらの諸点はたいてい光学顕微鏡領域を超えた微細領域に関するものであることに気付く。

最近になつて NEČESANÝ¹³⁾ を初めとする、電顕によるチロースの研究が、着々新知見を加えつつある。といつても現段階ではチロースの生成過程が電顕によつて連続的・動的に観察されているのではなく、やや作為的に得られた試料による多数の電顕写真の中から、生成過程の線に当てはまると思われるものを取り出して、それによつてある程度チロースの生成機構を推察することが可能になるのである。

* 第10回木研公開講演会 (1965.10.29, 大阪) において“チロースとその生成説について”として講演。

** 木材生物研究部門, Division of Wood Biology.

以下、上記の諸点を主にこれらの電顕的知見によつて解釈しようとするのであるが、現在までに発表された文献の中、上記の疑問に最も多く答えてくれるのは KÓRÁN and CÔTÉ^{11) 12)} の電顕的知見であるので、本文中、特記したもの以外はすべてこれに拠つたものと解していただきたい。

(1) 半縁膜孔対の膜孔膜の挙動

既述のとおり、チロースが道管に隣接した放射柔細胞、時には木部柔細胞が、その道管との間に存する半縁膜孔対 (half-bordered pit pair) を通じて 道管内腔へ膨出したもの (ballooned) である以上、そこに存する膜孔膜そのものが伸展してチロースの限界膜 (limiting wall) となり、チロースが生長するにつれて膜物質がさらにそれに充填 (intussusception) 的に添加されるものではなからうか？ とは一応考えられるところである。

ところが KÓRÁN and CÔTÉ¹¹⁾ の実測にもとづく計算によれば、平均 7.8μ の直径をもつた black locust (*Robinia pseudoacacia* L., ニセアカシア) の膜孔膜が、直径 78μ の球形チロースになるためには、少なくとも元の400倍の面積と3.7倍の厚さ (元の厚みは平均 0.17μ) になるはずであり、膜孔膜そのものがこんなに伸展し生長すると考えるのは無理であろう。筆者らもチロースが、その由来する柔細胞よりもはるかに大きく、往々にして数十倍にも達することがあることを認める。このような場合そのチロースの限界膜が膜孔膜そのものを母体とし、それが伸展して出来たものとは解し難いように思う。

この点に関しては、white oak (*Quercus alba* L.) 辺材における電顕写真が、bud tylosis (チロース芽体) 生成に当つて、柔細胞内の原形質が道管内腔へ膨出しようとして膜孔膜を押しつけつつ、それを溶解せしめるものであり、未溶解の膜孔膜が膜孔の周縁にわずかに残存する場合もあることを明らかにしている。実証例ははなはだ少ないけれども、膜孔膜は柔細胞の原形質が膨出すると殆ど同時に消滅するものと見なしてよいのかも知れない。

(2) チロースの生長

最初、チロースが由来する柔細胞にまず水の強い浸透 (osmosis) がおこり、浸透圧によつて原形質が膜孔から膨出しはじめると、いわゆる bud tylosis が出来る。もちろんこれは原形質で満たされ、ほぼ球形 (spherical bud) をなしている (white ash (*Fraxinus americana* L.) 早材での実証 (電顕写真) がある)。これについて FREY-WYSSLING⁵⁾ は、これが新たにチロース膜を生成する原形質体そのもの (naked protoplast) であろうと解釈している。

その後 bud tylosis はさらに大きくなるが、そのためには浸透圧のほかに膨圧 (turgor pressure) も加わつていと考えられ、チロースが完全に生長を遂げるまでは原形質は元の柔細胞からチロースへと移動を続けるにかかわらず、チロース内の液胞 (vacuole) も大きくなると見なされる。

チロースの生成は道管そのものが形成されるや否や、すなわち 案外早期におこる場合がある。チロースは心材形成の表徴であるとの CHATTAWAY²⁾ その他の見解や、それが辺・心材の移行帯 (中間帯) にきざすとする CHATTAWAY³⁾, FREY-WYSSLING and BOSSHARD⁴⁾ らの説にもかかわらず、筆者ら (加藤・貴島)¹⁰⁾ はニセアカシアについてその最外年輪中形成層帯を隔たることわずかに数細胞層のところに、すでに bud tylosis を認めている。ただし、ニセアカシ

アは辺材の非常に狭い樹種ではあり、この部分がすでに移行帯に属しているのかも知れない。

またチロースの生長テンポも案外に速やかである。white oak 辺材の最外年輪に bud tylosis があらわれ始めるのは、その試料が採取されて8時間の後であり、道管内腔のほぼ半分までチロースで満たされるのは40時間後、さらにチロース膜にチロース間の膜孔域 (intertylosic pit field) の分化があらわれるのは60時間後である。このことはチロース膜もまたすでによく分化した一次膜をもっていることを示すものである。(この膜がマイクロフィブリルの一次膜的な不規則配列をもつものであることは、別に white oak の心材について実証されている)。それ以後は専ら二次膜の肥厚へと移行する。そして96時間後には道管の殆どのものがチロースを含む状態となり、100時間後には多数のチロースが相接して道管に充満するようになることが観察されている。

同様のことは black locust 辺材の早材道管についても認められている。bud tylosis が出来はじめると、早速一次膜が細胞質の堆積として形成され始める。この一次膜は bud tylosis が生長しはじめて28時間後の状態では極めて薄いにかかわらず、その bud tylosis の中には明らかに原形質と澱粉とが認められる。54時間後には原形質がチロース膜を裏打ちする状態になつてその量を減じ、膜そのものは密度を増して一次膜の分化が進んだことがわかる。150時間後の電顕写真でも、細胞質はチロース膜に密着していて、その膜が肥厚しつつあることがよくあらわれているが、チロースの大きさが刻々増しつつある段階では、新生マイクロフィブリルが既成膜に固着するという形ではなく、適宜滑動可能な状態を保っていると考えられる。

FREY-WYSSLING⁵⁾ は柔細胞からのチロースの生長があたかも花粉から花粉管の伸び出るのに類すると見て、花粉管の伸長の再検討をすすめているのは面白い。

(3) チロース間層 (intertylosic layer)

チロースの体積生長がほぼ完了した成熟状態に入る頃には、チロースの一次膜構造もその分化を終つており、チロース相互間あるいはチロースと道管内腔との相接する膜は重複する。bud tylosis の階程ではその重複膜 (double wall) に緊密な関係のないことは white ash について認められているが、早晚その両一次膜の間に一般細胞膜に見る細胞間層 (intercellular layer) 同様の非晶質の層が形成されるようになることも American beech (*Fagus grandifolia* L.), white oak, osage orange (*Maclura pomifera* (RAF.) SCHNEID.), black locust などの電顕写真によつて実証されている。

道管壁の膜孔にチロース膜が接している場合には、その膜孔はチロース膜におおわれ、チロース膜間層が出来ている場合にはその層が孔口にまたがる関係で、場合によつては間層物質が膜孔膜にいたるまで膜孔腔を完全に塞いでいることのあることも osage orange 心材の早材に認められている。

チロース間層物質が一般細胞の間層物質同様、非晶質であることは、同じく osage orange 心材の早材にオゾン処理を施した切片において、その個所に何等のマイクロフィブリルの繊維物質を止めていないことで実証されていると見てよい。

また重複チロース膜の角隅個所には往々にして間層物質に封じ込まれた空所ないし間隙が存在することも、osage orange 心材の早材および black locust 心材の早材写真で明示されている。

(4) 成層と二次膜肥厚

一部既述の通り、チロースが bud tylosis の域を脱する頃から、その一次膜の内側に二次膜が層状に付加されて、チロース膜は肥厚し成熟する。

成熟したチロース膜の厚みは樹種によつて異なり、white ash の 0.05μ , black locust の平均 0.63μ , white oak の平均 2.98μ という実測値が得られているが、さらにチロースには特に厚膜な硬膜チロース (sclerotic tylosis) や石チロース (stone tylosis) と称されるもののあつては周知のところである¹⁾。このようなものには、その厚いチロース膜に二次膜生長の跡としての層状構造が認められることがあるのは、white ash 心材の早材について電顕的に明示されている。けれどもチロース二次膜にも外層 (S_1), 中層 (S_2), 内層 (S_3) の区別が存するか否かは詳かでない。

チロース二次膜にもまたミクロフィブリルの存することは一般細胞の二次膜と変りはない。その配向が一次膜とはちがつて平行度の高いことは、black locust の脱リグニン心材におけるチロース膜面写真から認めることが出来る。またオゾンによつて強く脱リグニンされた osage orange 心材の早材切片によつて、チロース膜断面における二次膜および一次膜のミクロフィブリルの錯綜状態も明示されている。

(5) チロース間膜孔 (intertylosic pit)

筆者ら¹⁰⁾は white oak やニセアカシアのチロース膜表面に多数の膜孔様スポットの存することを光顕的に認めたが、KÓRÁN and CÔTÉ は white oak, osage orange および black locust にチロース間膜孔の存することを電顕的に明示しているのみならず、black locust 心材によつて、チロース間膜孔対は単膜孔対型のものであり、その膜孔膜は広葉樹材の一般膜孔膜同様、ミクロフィブリルの不規則配列をもつた厚さ 0.1μ , 直径 1.5μ 内外のものであることを明らかにしている。

なお、チロース膜の外壁には通例リグニンを主とした物質の被覆 (incrustation) があつて、脱リグニン処理を施さないありのままのチロース膜内面は決して様に滑らかではないことは NEČESANÝ¹³⁾ の Rotbuche (*Fagus sylvatica* L.) 偽心材についての電顕的所見などによつて知ることが出来る。筆者ら¹⁰⁾はクリ (*Castanea crenata* Sieb. et Zucc.) 心材のチロース膜に大小2種のふくらみによる重複模様を電顕的に観察している。これが重複していない単一チロース膜の外壁にもチロース間物質が堆積したために出来たものであるかどうかは断定できない。

(6) その他

筆者ら⁸⁾¹⁰⁾は予てからチロースの由来する細胞が大部分放射柔細胞であつて、木部柔細胞に由来するものが格段に少ないことを不思議に思っているし、シラカン (*Quercus myrsinaefolia* Bl.) のチロースの由来する放射柔組織が道管と相接する部分には道管膜の肥厚が欠如していることにも気付いている。

木材組織学的に見たこれらの問題点はまだまだ数えられようが、これらはすべて今後の追究課題となるであろう。

他面、チロースに関連した顕微化学的研究も一部 (ISENBERG⁷⁾ など) 進められている。こと

貴島：チロースの生成について

にチロースの生成機構は必ずや細胞学 (cytology) 的にも興味深い問題にちがいない。

引用文献

- 1) BROWN, H. P., A. J. PANSIN and C. C. FORSAITH, "Textbook of Wood Technology", Vol. 1, 625 (1949).
- 2) CHATTAWAY, M. M., Aust. Jour. Sci. Res., B-2(3), 227~240 (1949).
- 3) CHATTAWAX, M. M., Aust. For., 16(1), 25~34 (1952).
- 4) FREY-WYSSLING, A. und H. H. BOSSHARD, Holzforschung, 13(5), 129~137 (1959).
- 5) FRAY-WYSSLING, A., I. A. W. A., News Bulletin, 1965/1, 3 (1965).
- 6) I. A. W. A., "International Glossary of Terms Used in Wood Anatomy" (1957).
- 7) ISENBERG, I. H., Jour. For., 31, 961~967 (1933).
- 8) 伊藤 貢, 貴島恒夫, 木材研究資料 (3), 44~55 (1951).
- 9) 伊藤 貢, 貴島恒夫, 木材研究資料 (4), 33~44 (1953).
- 10) KATO, H. and T. KISHIMA, Wood Res., (36), 55~60 (1965).
- 11) KÓRÁN, Z. and W. A. CÔTÉ, Jr., I. A. W. A., News Bulletin, 1964/2 : 3~15 (1964).
- 12) KÓRÁN, Z. and W. A. CÔTÉ, "Cellular Ultrastructure of Woody Plants", 319~333 (1965).
- 13) NEČESANÝ, V., Bot. Tidssk., 52, 48~55 (1955).