

チリメンドロの放射柔細胞一次壁の構造

藤井 智之・原田 浩・佐伯 浩

Ultrastructure of expanding ray parenchyma cell wall
in poplar (*Populus koreana* REHD.)

Tomoyuki FUJII, Hiroshi HARADA and Hiroshi SAIKI

要 旨

表面生長期にあるチリメンドロの放射柔細胞一次壁のマイクロフィブリル配列をレプリカ法および超薄切片法を用いて電子顕微鏡で調べた。放射柔細胞は始原細胞から分化して行く間に伸長し、最終的には約10倍程度の長さとなった。しかし、その間細胞壁の厚さはほとんど変化しなかった。また、細胞壁中のマイクロフィブリル配列は細胞の分化中を通じてほぼ一定しており、細胞壁の内の方で細胞長軸に対して横方向のネット状、そして細胞壁の外側に向ってランダムネット状、さらに細胞壁の外の方で細胞長軸にほぼ平行であった。

1. ま え が き

一次壁のマイクロフィブリル配列と細胞の伸長に関する考え方としては ROELOFSEN¹⁾ らによる Multi-net growth hypothesis が一般的に支持されている。しかし ROLAND²⁾ ら、ITO³⁾ らはマイクロフィブリル配列が細胞の伸長に影響されることなく、その堆積時に決定されるという ordered fibrillar structure の考え方を提唱している。

放射柔細胞は放射組織始原細胞からの分化に伴う放射方向への伸長が著しく、一次壁⁴⁾の構造、特にマイクロフィブリル配列と細胞の伸長との関係を研究するのに適切な対象物であるにもかかわらず従来あまり調べられていない。放射柔細胞の一次壁の構造に関する従来の研究はほとんどが表面生長完了後の細胞壁の外表面を観察したもので、その結果、一次壁のマイクロフィブリル配列は網目状もしくは細胞長軸上にほぼ平行な配列であると報告されている。MANN⁵⁾ は表面生長期にある *Pinus banksiana* の放射柔細胞の一次壁を観察し、細胞の伸長に伴うマイクロフィブリル配列の変化は Multi-net growth hypothesis によって説明できるものであらうと報告しているが、堆積後のマイクロフィブリル配列の変化についての観察がなされていない。

本研究はチリメンドロの放射柔細胞の一次壁のマイクロフィブリル配列を細胞の伸長との関係から調べようとするものである。

この研究の実施にあたり援助を与えられた木材構造学研究室の各位、また実験試料を提供していただいた京都大学農学部附属演習林の各位に深く感謝する。さらに、本文中のFig. 5については日本電子株式会社の御好意により撮影した。なお、本研究の概要は第26回および第27回日本木材学会大会（昭和51・52両年4月）において口頭発表した。

2. 試料と方法

チリメンドロ (*Populus koreana* REHD.) の樹幹 (胸高直径 約 50cm, 16年生) の胸高部位から形成層帯を含む木部分化帯の試料片を採取し, 一部をグルタルアルデヒドで固定し, 残りをマンニットの高張液に浸漬して原形質分離処理した。固定した試料は常法により四酸化オスミウム後固定後エボンに包埋した。原形質分離した試料は切片 (約 80 μ m 厚) 作製後凍結乾燥し, 一段レプリカ法による細胞壁内表面の観察に供した。包埋した試料からは薄切片 (偏光顕および位相差顕用) と超薄切片 (電顕用) を連続して作製した。超薄切片は酢酸ウラニル・クエン酸鉛により二重染色, または脱包埋後 2% 酢酸ウラニルで負染色し, JEM-100 C で観察した。また, 放射柔細胞の伸長を確認するために, まさ目面連続切片を作製し各細胞の放射方向の長ささと各細胞の放射組織始原細胞からの距離を測定した。

3. 結果と考察

Fig. 1 に示すように, 放射柔細胞はその始原細胞からの分化に伴い約10倍程度伸長しており, 始原細胞からの距離で 300 μ m 以内にある細胞の壁は表面生長期にあると考えることができる。

表面生長期にある一次壁のマイクロフィブリル配列を放射面傾斜負染色切片 (Fig. 2) で観察すると, 細胞の伸長程度に関係なく, 細胞壁の外の方では細胞長軸方向にほぼ平行, それより内の方に移るに従いランダムネット状および細胞長軸に対して横方向に配列したネット状になっていることがわかる。また, 細胞壁内表面に見られる堆積直後もしくはその後しばらくたった時のマイクロフィブリルの配列は, 細胞の伸長程度とは関係なく, ほぼランダムネット状になっている (Fig. 3)。このようなマイクロフィブリル配列を持つ細胞壁では, 木口, 板目, まさ目の各断面でマイクロフィブリル配列に基づくパターンは Fig. 4 に示すように現われる。Fig. 5 A は Fig. 4 の破線で囲んだ部分に相当する。さらにこのパターンがマイクロフィブリル配列に基づいて現わ

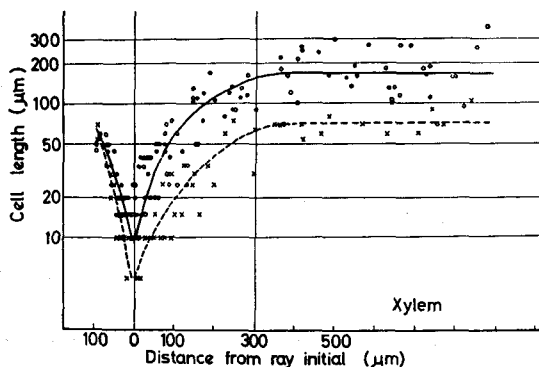


Fig. 1. The relation between the distance from the ray initial and the radial length of each differentiating ray parenchyma cell.

○: cells in the central part of a ray parenchyma
×: cells in the marginal part of a ray parenchyma

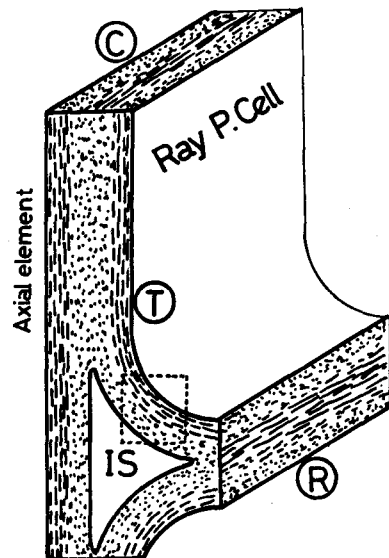


Fig. 4. Diagrammatic representation of dissected cell wall during the surface growth of ray parenchyma cells showing the image pattern of microfibrillar orientation in each section (C: transverse, T: tangential, R: radial). IS: intercellular space

れることは、例えば Fig. 5 A の細胞壁の外の方の部分における点状パターンが試料を矢印方向に 30° 傾斜させることにより Fig. 5 B のような線状パターンに変化すること、すなわちこの部分ではミクロフィブリル配列は細胞長軸の方向であることは明瞭である。さらに細胞壁の板目面を見ると、細胞の伸長程度に関係なく壁の厚さ方向での点状および線状パターン部分の占める割合はほとんど差が見られず、また、細胞壁の厚さもほとんど変わらない (Fig. 6)。

以上の結果から、チリメンドロの放射柔細胞一次壁における表面生長とミクロフィブリル配列との関係については次のように考えられる。すなわち、表面生長期においては細胞長軸方向に対して横方向のネット状配列をもって堆積したミクロフィブリルは、細胞の伸長に伴い、まずランダムネット状、次に細胞長軸方向のネット状、さらには細胞長軸方向にほぼ平行な配列というように再配列する。また、同時に新しいミクロフィブリルは細胞壁の最内層として常に細胞長軸に対して横方向のネット状配列をもって堆積する。この考え方は ROELOFSEN¹⁾ らによって提案された Multi-net growth hypothesis に一致する点が多い。しかしながら、この考え方ではミクロフィブリルの横方向から細胞長軸方向への完全な再配列がどのような機構によって行われるかを説明する上で疑問点が残っており、今後の検討が必要である。

References

- 1) ROELOFSEN, P. A. and HOUWINK, A. L.: Architecture and growth of the primary wall in some plant hairs and in the *Phycomyces* sporangiophore. *Acta Bot. Neerl.* **2**, 218—225 (1953)
- 2) ROLAND, J. C., VIAN, B. and REIS, D.: Observations with cytochemistry and ultracytometry on the fine structure of the expanding walls in actively elongating plant cells. *J. Cell Sci.* **9**, 239—259 (1975)
- 3) ITOH, T. and SHIMAJI, K.: Orientation of microfibrils and microtubules in cortical parenchyma cells of poplar. *Bot. Mag. Tokyo* **89**, 291—308 (1976)
- 4) PANSHIN, A. J. and de Zeeuw, C.: Textbook of wood technology. 3rd ed. Vol. 1 Glossary. McGraw-Hill Book Co., New York (1970)
- 5) MANN, P. T.: Ray parenchyma cell-wall ultrastructure and formation in *Pinus banksiana*. *Wood and Fiber* **6** (6), 18—25 (1974)
- 6) PRESTON, R. D.: The physical biology of plant cell walls. 383—392 Chapman and Hall, London (1975)

Résumé

The texture of microfibrils in the primary wall of ray parenchyma cell in poplar (*Populus koreana* REHD.) during surface growth was electron-microscopically investigated with the replication and ultrathinsectioning techniques.

A ray parenchyma cell elongated remarkably in the radial direction during the differentiation from the ray initial, and the fully elongated cell was about ten times longer than the ray initial (Fig. 1). During elongation, however, there was little change in the thickness of the wall. Moreover the microfibrillar orientation remained constant in spite of considerable expansion of the wall; that is, throughout the differentiation of the cell the microfibrils of the inner part formed a transversely oriented mesh, and on passing outwards they became more randomly disposed, and then in the outer part of the wall they lay nearly parallel to the cell axis (Figs. 2 and 3).

This result is consisted with the multi-net growth hypothesis proposed by ROELOFSEN¹⁾ and HOUWINK, and explained by PRESTON⁶⁾ with some modifications.

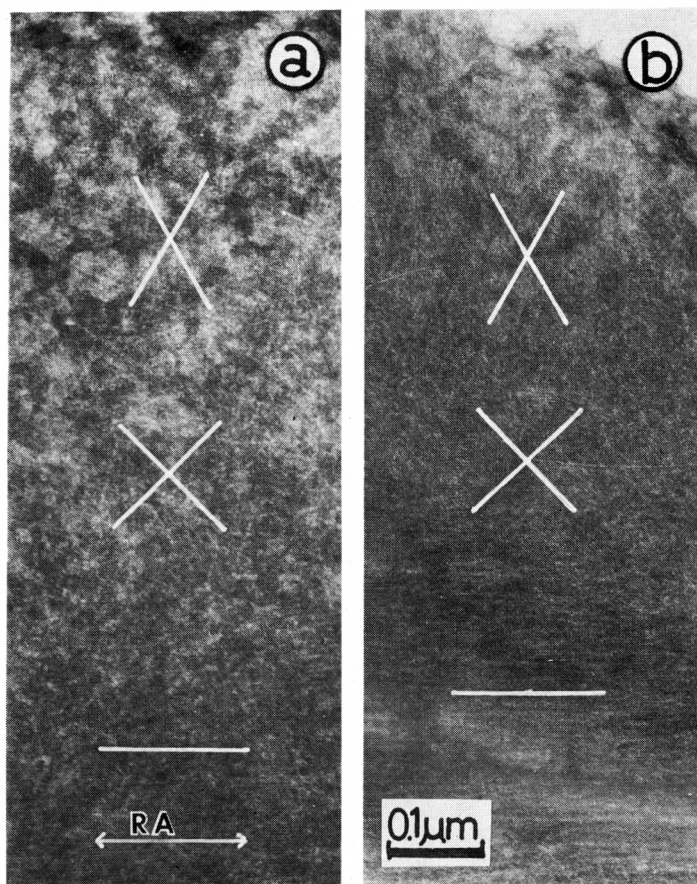


Fig. 2. Radial oblique sections of the radial wall in elongating ray parenchyma cells; negatively stained with uranyl acetate. Upper, middle and lower sides in the photo show the inner, central and outer parts in the cell wall respectively. White lines show the microfibrillar orientation in each part of the cell wall. a: at the beginning of growth, b: in the maximum elongation zone.

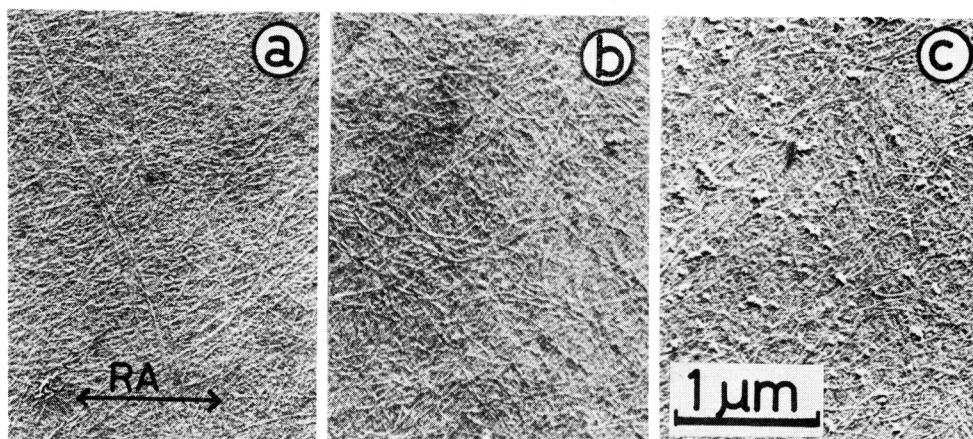


Fig. 3. Direct carbon replicas of the lumen surfaces of radial walls in elongating ray parenchyma cells show the microfibrils which form transversely oriented meshes. a: at the beginning of growth, b: in the maximum elongation zone c: at the end of growth.

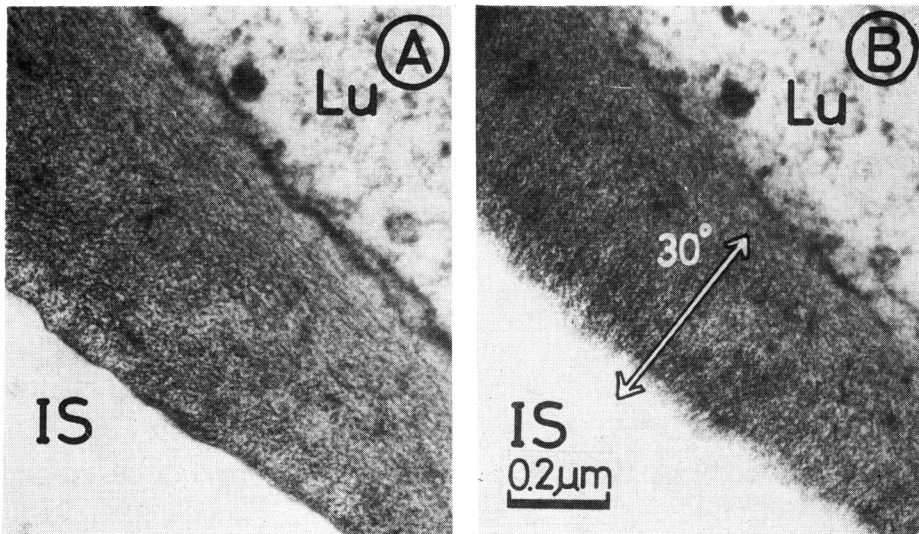


Fig. 5. Tangential section of an elongating ray parenchyma cell; fixed in glutaraldehyde and post-stained in osmium tetroxide, uranyl acetate and lead citrate. Area of the micrograph correspond to the part surrounded by broken lines in Fig. 4. A granular pattern shown in the outer part of the wall in A was changed into a streak pattern in B by inclining to the direction of arrow in the electron microscope with goniostage. Accordingly it is clear that the granular and streak patterns show the orientation of microfibrils. IS: intercellular space Lu: lumen

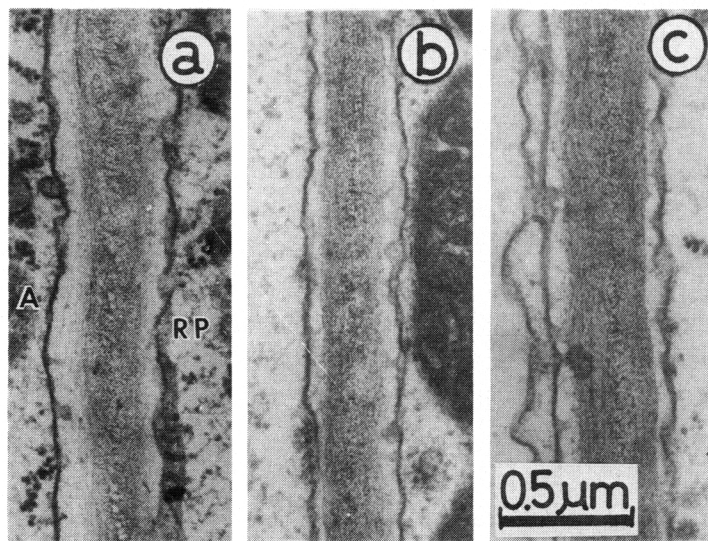


Fig. 6. Similar to Fig. 5 but ray parenchyma cells (RP) which are adjacent to the cell wall of axial elements (A). The central part of each double wall, that is the outer part of the cell walls, shows the granular pattern and the inner part shows the streak pattern. The wall thickness and the ratio of the width of granular and streak pattern to the wall thickness in each cell wall change little. a: at the beginning of growth, b: in the maximum elongation zone, c: at the end of growth