

クリの辺材内における培養チロースの発達の相違

柴田 直明・原田 浩・佐伯 浩

Difference in the Development of Incubated Tyloses within
the Sapwood of *Castanea crenata* SIEB. et ZUCC.

Naoaki SHIBATA, Hiroshi HARADA and Hiroshi SAIKI

要 旨

培養チロースの辺材部内における発達の違いを明らかにするために、クリを用いその孔圏道管について観察した。その結果、それぞれの供試木内では次のことが認められた。(1)当年輪における培養チロースの発達はほぼ一様である。(2)培養チロースの発達は辺材内部ほど遅くなる傾向がある。(3)天然チロースを形成する辺材—心材移行域において、培養チロースの発達は最も遅い。(4)辺材内部では培養チロースの数が少なく、その発達は一斉でない。なお、辺材内部ほど培養チロースの発達が遅くなる傾向は、辺材幅を基準とした形成層から各年輪界までの相対距離に依存していた。一方、各供試木間においては、同一温度で培養した場合でも培養チロースの発達に若干の差が認められた。

1. は じ め に

自然条件下で形成されるチロース（以下、「天然チロース」と呼ぶ）は、通常辺材から心材への移行域において発達するといわれている¹⁾。Chattaway²⁾ は、心材化に伴い放射柔細胞が死ぬ直前に放射柔細胞の活性が高まり、天然チロースを形成すると考えている。また、Stewart³⁾ は形成層側から運ばれてくる老廃物の希釈、貯蔵と関連づけて、天然チロースの形成を考えている。

しかし、Schmidt⁴⁾ は *Fagus sylvatica* の 60 cm 長の材をポリエチレンで包み 25°C で貯蔵することにより、チロース（以下、「培養チロース」と呼ぶ）の発達が当年輪で最も早いことを観察している。筆者ら^{5,6)} もコナラやクリの辺材部を培養することにより、同様の結果を得ている。また、筆者ら^{6,7)} はコナラやクリの立木の幹に心材部まで達する穴をあけ、その上下に形成されるチロース（「傷害チロース」と呼ぶ）も観察しているが、傷害チロースの発達も当年輪で最も早い。

そこで、今回は培養チロースを用い、主として次の2点を観察、検討した。

(1) 辺材—心材移行域において、はたして Chattaway が言うようにチロースの形成が活発になるのか。特に、天然チロースを形成中の部分では培養チロースの発達も早くなるのか。

(2) 形成層から遠ざかるにつれて培養チロースの発達が遅くなるならば、その遅くなる程度は形成層からの距離によって規定されるのか、あるいは形成層側から数えた年輪数等によるのか。

これらを調べるには、辺材—心材境界が明瞭であり不規則な形状を示さず、辺材—心材移行

域で初めて天然チロースを形成する樹種が適している。そこで、クリを試料とし辺材全体における培養チロースの発達を観察した。なお、培養チロースはほとんど壁が肥厚しない⁶⁾ので、本実験ではその発達を伸張についてのみ観察した。また、クリの場合は1年を通じて天然チロースの形成が認められる⁶⁾が、天然チロースの発達にはある程度季節による相違があるかもしれないので、時期を変えて5回チロースの培養を試みた。(2)については、辺材幅や辺材中の年輪数の異なる部分を選んで、培養チロースの発達を比較した。

2. 試料と方法

2.1 供試木ならびに培養用円板（またはブロック）の作製法

京大農学部附属演習林上賀茂試験地に自生する、Table 1 に示すようなクリ5本を用いた。

Table 1. Experimental wood specimen and incubation temperature for the development of tyloses.

Sample tree	Total annual ring number ^{a)}	Average diameter ^{a)} (cm)	Observed position	Width of sapwood ^{b)} (mm)	Annual ring number ^{c)} in sapwood	Cutting date	Incubation temperature (°C)
A	18	8.4	I	6.6	1-3	Dec. 1, 1978	20
B	16	10.5	I	5.5	1-4	Jun. 8, 1979	20
			II	11.0	1-3		
			III	14.0	1, 2, 3*		
C	21	7.6	I	5.6	1-4	Aug. 23, 1979	26
			II	5.2	1-5		
			III	5.2	1-6		
			IV	5.8	1-7		
D	6	5.8	I	10.8	1, 2*	Oct. 12, 1979	20
			II	9.7	1, 2		
E	33	9.9	I	12.8	1-8	Mar. 14, 1980	20
			II	10.6	1-9, 10*		

^{a)} The specimens except from the sample tree D were taken from the trunks of breast height. The specimen in the sample tree D was taken in the crown above ca. 5 m from the ground.

^{b)} The sapwood-heartwood boundary was decided from color with the naked eye.

^{c)} Annual ring number of tylosis free from cambium.

* Developing natural tyloses were observed in the earlywood vessels near the annual ring boundary.

各供試木は Table 1 に示した日に伐木し、主として胸高部付近から 1—2m 長の丸太を採取して大学へ持ち帰り、直ちに厚さ 3cm の円板に切った。そして、丸太の中央部から切り出した円板の木口面で辺材幅や辺材内の年輪数を調べ、観察する部位（1—4 か所）を決定した。供試木 B を例にとり、その観察部位 I, II, III を Fig. 1 に示す。次いで、各円板を切る前の状態に重ね、各観察部位における辺材幅や辺材—心材境界と年輪界との位置関係を比較し、同一条件の円板とみなしうる範囲のものだけを選んだ。これらの円板は直径が約 9cm 以下の場合には円板のままで培養したが、それ以上の場合には各観察部位ごとに樹皮、辺材、および心材の一部を含む接線方向の幅約 3cm の小ブロック (Fig. 2a) にして培養した。

2.2 チロースの培養方法

コナラの場合⁵⁾と同様の培養器を用いた。試料の乾燥を極力避けるため、各培養器は底に水を入れたビニール袋で包んだ。また、培養用円板（またはブロック）自身も数日おきに湿らせた。チロースの培養は 20°C に調節された恒温室内で行なったが、1979年の夏は 26°C に調節されていた。

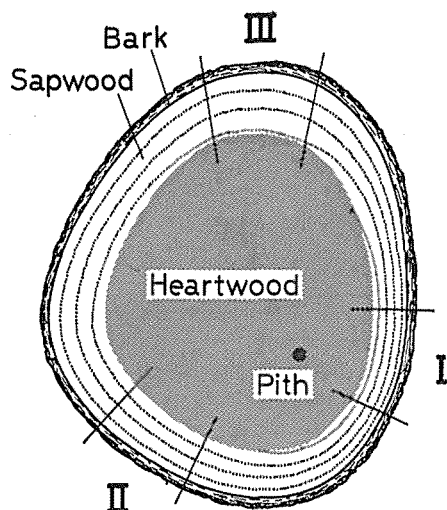


Fig. 1. A schematic diagram of 3 cm-thick disc, showing three observed positions (I, II, III) in sample tree B.

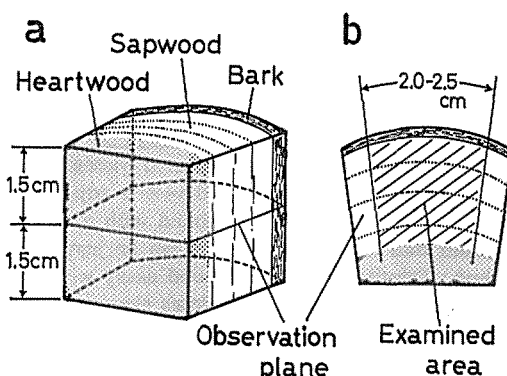


Fig. 2. a: Incubation block, showing the observation plane.
b: Observation plane, showing the examined area in which incubated tyloses developed best.

2.3 培養チロースの発達の観察

培養器を恒温室内にセットした時刻（伐木時刻より5時間ぐらい後）をそれぞれの培養開始時刻とみなし、Tables 2～6 に示した培養時間ごとに培養器から1つずつ円板（またはブロック）を取り出した。これらの円板（またはブロック）は、その木口面近くでは乾燥等のため培養チロースの発達が悪いので、まずその両木口面の中央部で2つに切った（Fig. 2a）。そして、新しく現われた2つの木口面において、各年輪ごとに接線方向の幅 2.0～2.5 cm 以内のすべての孔圏道管を、双眼実体顕微鏡（20×）で観察した（Fig. 2b）。培養チロースの発達程度の評価はこの双眼実体顕微鏡下で行なったが、その際には年輪界に接して存在する最初に形成された大径道管の接線径（約200～250 μm ）を基準にした。また、供試木 A, B から得られた培養チロースは、常法に従い走査型電子顕微鏡（SEM）および透過型電子顕微鏡（TEM）で観察した。

なお、培養チロースの発達を調べた試料は樹皮をはがし、そのはがれた位置を形成層部分とみなして、改めて形成層から各年輪界までの距離と辺材—心材境界（木部の色から肉眼的に判断）までの距離を測定した。その結果を Tables 1～6 に示したが、各培養用円板（またはブロック）間の差は $\pm 10\%$ 以内であった。

3. 結果と考察

3.1 各供試木における培養チロースの発達

各供試木における培養時間と培養チロースの発達との関係は、Tables 2～6 のようであった。なお、Tables 2～6 では1年輪中の最初の大径孔圏道管における培養チロースの発達程度のみを示してある。同一孔圏部では培養チロースの発達程度がほぼ等しかったので、孔圏道管のうちでも外側の小径の道管は Table に示した時間よりも早く閉鎖された。

辺材全体を比較すると、コナラの培養チロースの場合⁵⁾と同様、辺材内部ほど発生してくる培養チロースの数は少なく、また培養チロース間の発達程度の差も大きかった。辺材最内部にあり

Table 2. Development of incubated tyloses in sample tree A.

Observed position-annual ring number	Incubation time (day)							Distance from cambium (mm) [Relative distance]
	1.1	1.6	2.1	2.8	3.9	5.1	6.2	
I-1	—	small bud	bud	1/4	1/2 (—block)	block	block	1.5 [0.23]
I-2	—	—	small bud	bud-1/6	1/3 (—1/2)	block	block	3.1 [0.47]
I-3	—	—	—	bud	1/4 (—1/3)	1/2	block	5.4 [0.82]

Same elongation stages of incubated tyloses are used in Tables 2 to 6. The observation was made on the first formed earlywood vessels adjacent to the annual ring boundary.

—: No tylosis buds can be found with a stereoscopic microscope (magnification 20×).

small bud: Small tylosis buds can be just found with the microscope.

bud: Tylosis buds can be found easily with the microscope.

1/6, 1/4, 1/3, 1/2: Most tyloses elongate to the length of one sixth, a quarter, one third, and a half of tangential vessel diameter (about 200–250 μm).

block: Most tyloses elongate or have elongated to block the vessel lumina.

Parenthesized elongation stages are those of incubated tyloses observed in only a small number of vessels.

† Some incubated tyloses seem to stop developing.

* Developing natural tyloses are observed in the earlywood vessels near the annual ring boundary.

Table 3. Development of incubated tyloses in sample tree B.

Observed position-annual ring number	Incubation time (day)							Distance from cambium (mm) [Relative distance]
	0.9	2.0	2.9	3.9	4.9	5.9	7.2	
I-1	—	(1/4—)1/3	block	block	block	block	block	0.8 [0.15]
I-2	—	small bud	1/4—1/3	1/2	block	block	block	2.2 [0.40]
I-3	—	—	bud	1/3	1/2	1/2—block	block	3.6 [0.65]
I-4	—	—	small bud	bud—1/3	bud—1/2†	1/3—1/2†	1/3—block†	5.0 [0.91]
II-1	—	1/4—1/3	block	block	block	block	block	2.0 [0.18]
II-2	—	—	1/6	1/3 (—1/2)	1/2 (—block)	block	block	5.8 [0.53]
II-3	—	—	small bud	bud—1/3	(1/4—)1/3 (—1/2)	1/2—block	(1/2—)block†	9.2 [0.84]
III-1	—	1/4—1/3	block	block	block	block	block	2.8 [0.20]
III-2	—	(small bud)	bud (—1/6)	1/3—1/2	1/2 (—block)	block	block	8.2 [0.59]
III-3*	—	—	small bud	bud—1/3	1/3—1/2	block	1/3—block†	13.4 [0.96]

Table 4. Development of incubated tyloses in sample tree C.

Observed position-annual ring number	Incubation time (day)						Distance from cambium (mm) [Relative distance]
	0.9	1.8	2.3	2.9	3.9	5.2	
I-1	bud	1/2 (—block)	block	block	block	block	1.0 [0.18]
I-2	—	(1/4—)1/3	1/2	block	block	block	2.3 [0.41]
I-3	—	1/6 (—1/4)	1/3	1/2	block	block	3.3 [0.59]
I-4	—	bud (—1/6)	1/4—1/3	1/3—1/2	1/2	(1/2—)block	4.8 [0.86]

(continued)

II-1	small bud	—bud	1/2 (—block)	block	block	block	block	0.7 [0.13]
II-2	—	—	(1/4—)1/3	1/2—block	block	block	block	1.6 [0.31]
II-3	—	—	(1/6—)1/4	1/3(—1/2)	1/2	block	block	2.4 [0.46]
II-4	—	—	1/6	(1/4—)1/3	1/3—1/2	1/2 (—block)	block	3.3 [0.63]
II-5	—	—	bud—1/6	1/4—1/3	1/3(—1/2)	(1/3—)1/2	1/3—block [†]	4.3 [0.83]
III-1	—	bud	1/2—block	block	block	block	block	0.7 [0.13]
III-2	—	small bud	1/3(—1/2)	1/2—block	block	block	block	1.4 [0.27]
III-3	—	—	1/4(—1/3)	1/3—1/2	1/2—block	block	block	2.1 [0.40]
III-4	—	—	1/6—1/4	1/3	(1/3—)1/2	(1/2—)block	block	3.0 [0.58]
III-5	—	—	bud—1/6	(1/4—)1/3	1/3—1/2	(1/3—)1/2	(1/2—)block	3.8 [0.73]
III-6	—	—	bud—1/6	1/4—1/3	1/3(—1/2)	1/3—1/2	1/3—block [†]	4.4 [0.85]
IV-1	—	bud	block	block	block	block	block	0.6 [0.10]
IV-2	—	small bud	(1/3—)1/2	block	block	block	block	1.2 [0.21]
IV-3	—	—	1/3	1/2—block	block	block	block	1.9 [0.33]
IV-4	—	—	1/4(—1/3)	1/3—1/2	1/2—block	block	block	2.7 [0.47]
IV-5	—	—	1/6—1/4	1/3(—1/2)	(1/3—)1/2	(1/2—)block	block	3.4 [0.59]
IV-6	—	—	1/6	(1/4—)1/3	1/3—1/2	1/2	block	4.1 [0.71]
IV-7	—	—	(bud—)1/6	(1/4—)1/3	1/3(—1/2)	1/3—1/2	1/3—block [†]	5.0 [0.86]

Table 5. Development of incubated tyloses in sample tree D.

Observed position- annual ring number	Incubation time (day)						Distance from cambium (mm) [Relative distance]
	0.9	1.9	2.8	4.0	4.7	5.8	
I-1	—	1/3	1/2—block	block	block	block	6.0 [0.56]
I-2*	—	—	bud—1/6	1/3—1/2	1/2—block	(1/2—)block	10.8 [1.00]
II-1	—	1/3	1/2—block	block	block	block	4.8 [0.49]
II-2	—	—	bud—1/6	1/3—1/2	1/2—block	(1/2—)block	8.9 [0.92]

Table 6. Development of incubated tyloses in sample tree E.

Observed position- annual ring number	Incubation time (day)					Distance from cambium (mm) [Relative distance]
	2.1	3.1	4.4	6.0	10.1	
I-1	bud	1/3	block	block	block	0.5 [0.04]
I-2	bud	1/4	block	block	block	1.1 [0.09]
I-3	small bud	1/6	(1/2—)block	block	block	1.8 [0.14]
I-4	small bud	bud(—1/6)	1/2	block	block	2.4 [0.19]
I-5	—	bud(—1/6)	1/3—1/2	block	block	3.0 [0.23]
I-6	—	bud	1/3	1/2(—block)	block	4.0 [0.31]
I-7	—	small bud	1/6—1/3	(1/3—)1/2 [†]	block	7.1 [0.55]
I-8	—	small bud	bud—1/4	(1/4—)1/3 (—1/2) [†]	(1/3—)1/2 (—block) [†]	11.7 [0.91]

(continued)

Observed position-annual ring number	Incubation time (day)					Distance from cambium (mm) [Relative distance]
	2.1	3.1	4.4	6.0	10.1	
II-1	bud	1/3(-1/2)	block	block	block	0.3 [0.03]
II-2	bud	1/4(-1/3)	block	block	block	0.7 [0.07]
II-3	small bud	1/6	1/2-block	block	block	1.2 [0.11]
II-4	(small bud)	bud(-1/6)	1/2	block	block	1.5 [0.14]
II-5	(small bud)	bud(-1/6)	(1/3-)1/2	block	block	1.9 [0.18]
II-6	—	bud	1/3(-1/2)	block	block	2.4 [0.23]
II-7	—	bud	1/6-1/3	(1/3-)1/2 (-block) [†]	block	4.1 [0.39]
II-8	—	bud	1/6-1/4	(1/3-)1/2 [†]	(1/2-)block [†]	6.4 [0.60]
II-9	—	small bud	(bud-)1/6(-1/4)	(1/4-)1/3 (-1/2) [†]	1/2-block [†]	8.4 [0.79]
II-10*	—	small bud	(bud-)1/6(-1/4)	bud [†]	(1/3-)1/2 (-block) [†]	9.9 [0.93]

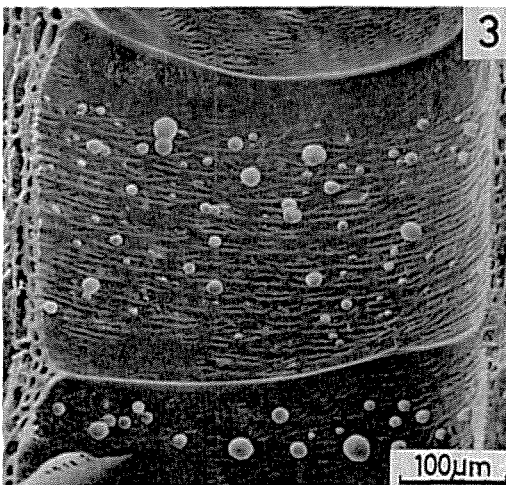


Fig. 3. Radial view of an earlywood vessel in II-3 in the sample tree B, showing small tylosis buds incubated for 2.9 days.

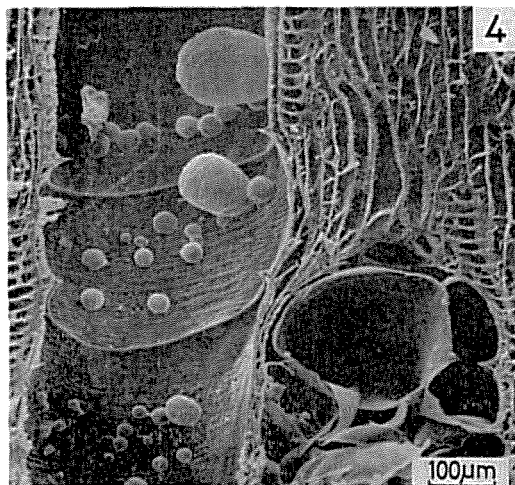


Fig. 4. Radial view of two earlywood vessels in III-3 in the sample tree B, showing small tylosis buds incubated for 2.9 days and some developing natural tyloses in the left vessel. The right vessel is blocked by the natural tyloses.

天然チロースを形成中の道管でも同様のことが観察された (Figs. 3—5)。

また、一部の辺材内部の道管では、培養時間が5日を越える頃から培養チロースの発達が進まなくなってしまった。このような円板（またはブロック）では、着色心材部のすぐ外側の木部がしばしば褐色から暗褐色に変色していた。

なお、クリにおける培養チロースは、一部は軸方向柔細胞から発達したが、ほとんどは放射柔細胞から形成された (Figs. 3—5)。

3. 2 辺材内における孔圏道管の位置と培養チロースの発達との関係

Tables 3~6 (供試木 B~E) において、各供試木ごとに培養チロースの発達を比較した。そ

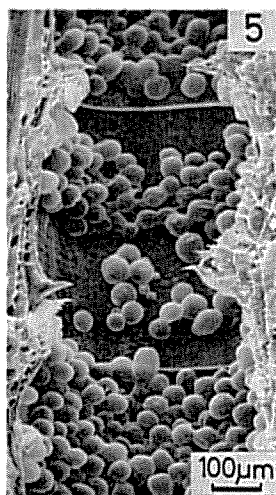


Fig. 5. Radial view of an earlywood vessel in II-1 in the sample tree B, showing enlarging tyloses incubated for 1.6 days. Comparing with the incubated tyloses in Figs. 3 and 4, abundant incubated tyloses are formed simultaneously with each other mainly from the ray parenchyma cells.

の結果、それぞれの供試木内では、常に次の3点が認められた。

(1) 当年輪における培養チロースの発達は最も早く、またどの観察部位においてもほぼ同様である。(2) 培養チロースの発達は、どの観察部位においても辺材内部ほど遅い。(3) 辺材最内部における培養チロースの発達は最も遅く、また途中で発達が止まったと思われるものを除くと、どの観察部位においてもほぼ同様である。供試木BのⅢ、DのⅠ、EのⅡには発達中の天然チロースが存在するが、そのような観察部位においても培養チロースの発達は他の観察部位とほとんど同様である (Figs. 3, 4)。

以上のように、培養チロースの発達は辺材—心材移行域において、たとえ天然チロースを形成中であろうと、早くなることはなかった。

また、辺材幅や辺材内の年輪数がそれぞれ異なる観察部位において上記(1)～(3)が認められたことより、辺材内部ほど培養チロースの発達が遅くなる傾向は、少なくとも形成層からの絶対距離や年輪数によって規定されるものではないことがわかった。

そこで、上記(1)と(3)とに着目し、各観察部位の辺材幅を基準として形成層から各年輪界までの相対距離を求めた (Tables 3～6)。そして、それぞれの供試木において各培養時間ごとに、この相対距離の大小とすべての孔圏道管における培養チロースの発達程度とを比較した。その一部を模式図として Figs. 6, 7 に示す。このような比較の結果、辺材内のすべての孔圏道管における培養チロースの発達程度は、この相対距離の大小と密接に関連していた。従って、辺材内部ほど培養チロースの発達が遅くなる傾向は、この相対距離に依存するものと考えられる。培養チロースの発達が遅くなる傾向は、一般に辺材外部で大きく、辺材内部では小さかった。

なお、培養チロースの発生数や発達の遅速が各柔細胞の持つ潜在的なチロース形成能力を示すと考えるならば、天然チロースはチロース形成能力が最小の部位で形成されることになる。この点に関しては、今後さらに検討が必要である。

最後に、20°C で培養した供試木 A, B, D, および E について、各供試木間における培養チロースの発達の相違を比較すると、当年輪では冬期に培養した供試木 A と E において発達が遅かった。これは、コナラの場合⁵⁾と同様に、柔細胞内の細胞小器官が休止期の状態にあること

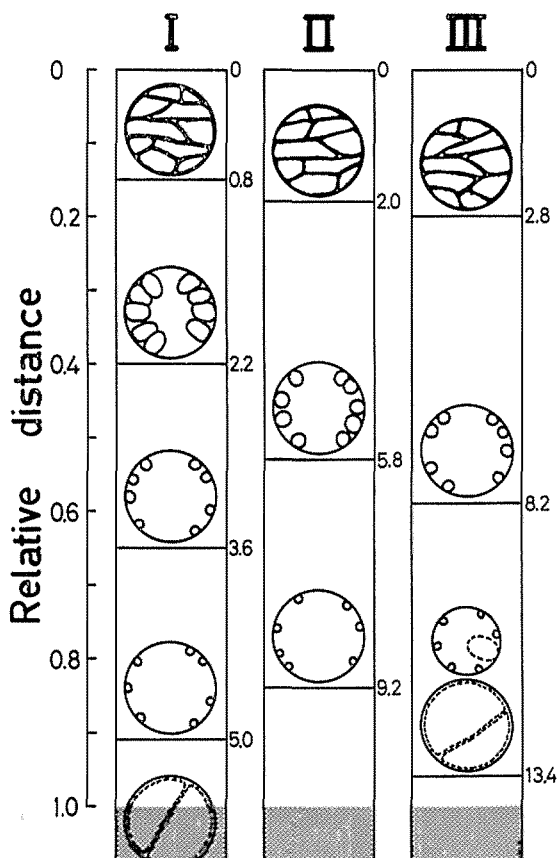


Fig. 6. Diagrammatic representation to show the relationship between the relative distance and the development of incubated tyloses in sample tree B after 2.9 days of incubation. The figures shown on the right side of each observed position indicate the distances from cambium to each annual ring boundary (mm). Broken line in vessel: Natural tylosis. Dotted area: Heartwood.

が一因であろう。一方、辺材内部では途中で発達の止まったものを除くと、各供試木間における培養チロースの発達にあまり大きな差はなかった。これは、もともと柔細胞の活性が低く、時期による差が少なかったためかもしれない。先に述べたように、今回検討した相対距離の値は同一個体内における培養チロースの発達程度とは密接に関連していたが、このような異なる時期の異なる個体間では必ずしも同一相対距離の部分が同程度の発達を示すとは限らなかった。しかし、培養チロースの発達が種々の時期におけるそれぞれの個体内の各柔細胞の活性と何らかの形で関連すると考えるならば、それはむしろ当然のことと思われる。

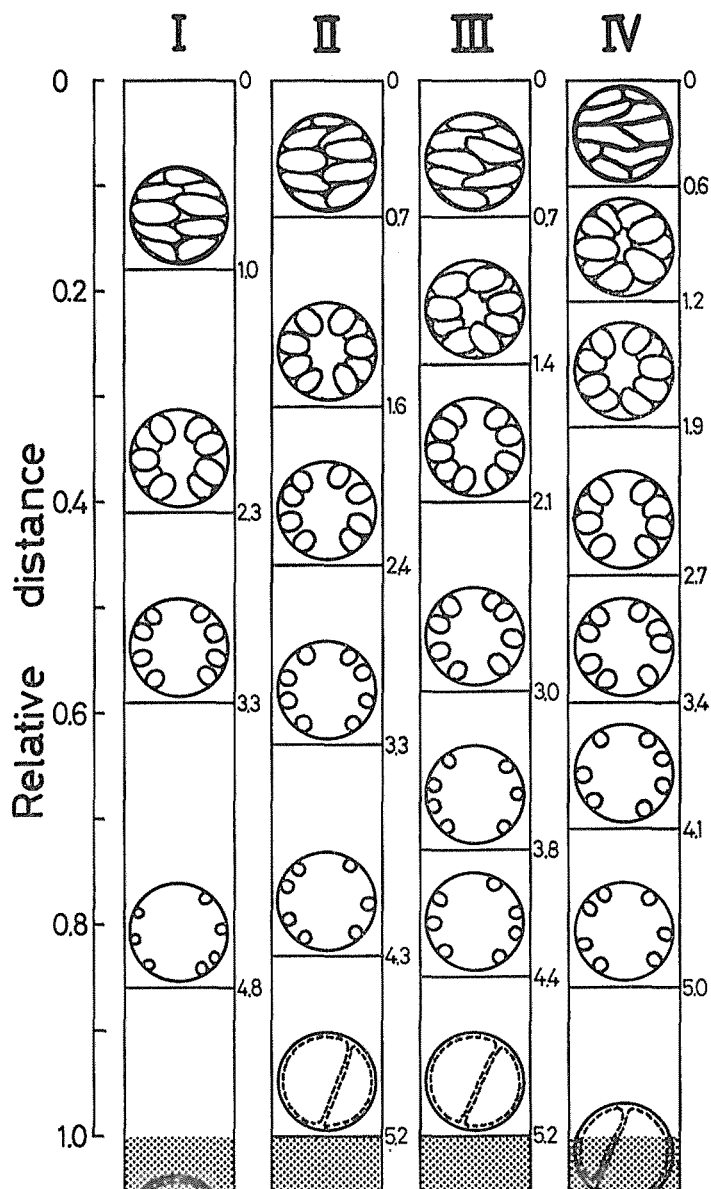


Fig. 7. Diagrammatic representation to show the relationship between the relative distance and the development of incubated tyloses in sample tree C after 1.8 days of incubation. The figures shown on the right side of each ring indicate the distances from cambium to each annual ring boundary (mm). Broken line in vessel: Natural tyloses. Dotted area: Heartwood.

引用文献

- 1) 島地 謙: 道管の填充, “木材解剖図説”, 地球出版, p. 31 (1964)
- 2) CHATTAWAY, M. M.: The development of tyloses and secretion of gum in heartwood formation, Aust. J. Sci. Res., B2 (3), 227-240 (1949)
- 3) STEWART, C. M.: Excretion and heartwood formation in living trees, Science, **153**, 1068-1074 (1966)

- 4) SCHMIDT, J.: Press drying of beechwood, *Forest Prod. J.*, **17**(9), 107-113 (1967)
- 5) SHIBATA, N., M. FUJITA, H. SAIKI, and H. HARADA: Development of the incubated tyloses in *Quercus serrata* THUNB., *Bull. Kyoto Univ. Forests*, **50**, 174-182 (1978)
- 6) 柴田直明, 原田 浩, 佐伯 浩: クリにおけるチロースの形成と壁構造, *京大農学部演習林報告*, **52**, 206-215 (1980)
- 7) 柴田直明, 原田 浩, 佐伯 浩: コナラにおける傷害チロースの発達と構造 (第1報) 傷害の時期と傷害チロースの発達, *木材学会誌*, **27**(8), 618-625 (1981)

Résumé

The development of incubated tyloses in earlywood vessels were examined within all the sapwood of *Castanea crenata* SIEB. et ZUCC. Particularly, the elongating stages of incubated tyloses in every annual ring of the sample wood were compared with each other.

Each sample tree was felled in various seasons, and the trunk was cut immediately into 3 cm-thick discs (Table 1, Fig. 1). Large discs were further cut into cubic blocks containing the bark, sapwood, and outer heartwood (Fig. 2a). The incubation discs or blocks were placed in the growth chambers⁵⁾ which were sealed up in polyethylene bags containing a small amount of water at the bottoms. The growth chambers were kept in the laboratory maintained at 20°C or 26°C. The incubation discs or blocks themselves were also moistened at intervals of 2 or 3 days. After a certain incubation time (Tables 2 to 6), one disc or block was taken out from the growth chamber and cut to obtain the observation plane (Fig. 2a). The development of incubated tyloses in the area shown in Fig. 2b was observed with a stereoscopic microscope. Incubated tyloses in sample trees A and B were also observed with SEM and TEM by the ordinary method.

The following (1) to (4) were found in each sample tree (Tables 3 to 6). (1) Incubated tyloses developed similarly in the outermost annual ring. (2) Incubated tyloses within sapwood tended to develop more slowly in the inner part than in the outer part. (3) Incubated tyloses developed most slowly in the transition zone in which natural tyloses were developing⁶⁾ (Figs. 3 and 4). (4) Incubated tyloses were fewer and did not develop simultaneously in the inner sapwood (Figs. 3 to 5).

Judging from Tables 3 to 6 and (1) to (3) described above, the development of incubated tyloses appears to be dependent on neither the distance nor the number of annual ring from cambium, but significantly on the relative distance (value relative to the width of sapwood) (Figs. 6 and 7). The tendency to develop more slowly with the increase of relative distance is more remarkable in the outer sapwood.

Comparing the development of incubated tyloses in sample trees A, B, D, and E incubated at 20°C, incubated tyloses in the outermost annual rings developed more slowly in dormant season (in sample trees A and E) as well as those in *Quercus serrata* THUNB.⁵⁾. The development of incubated tyloses in the inner sapwood seems to be less dependent on the seasons. The activity of ray parenchyma cell in the inner sapwood may be low and less variable in all the sample trees examined.