

一仮道管内の長さ方向における細胞壁厚さの変異

奥村正悟・原田 浩・佐伯 浩

The Variation in the Cell Wall Thickness along the Length of a Conifer Tracheid

Shogo OKUMURA, Hiroshi HARADA and Hiroshi SAIKI

目	次
要 旨.....	162
1. はじめに.....	162
2. 材料と方法.....	163
3. 結 果.....	163
4. 考 察.....	166
引用文献.....	167
Résumé	168

要 旨

アカマツの一仮道管内の長さ方向における二次壁中層 (S_2) の厚さ変化を、春材と夏材について、連続木口切片で SEM を用い検討した。

夏材仮道管では、接線壁の S_2 層はその全長にわたってほぼ一様であったが、半径壁では中央部で最も厚く先端に向かって顕著に減少し、それは接線方向直径の減少とかなりの直線的相関を有していた。また仮道管の中央部では半径壁での S_2 層が接線壁のそれよりも厚いが、先端部ではその関係は逆になっている。

春材仮道管では S_2 層の厚さはほぼ一様と考えられ特別な変化傾向は見出し得なかったが、全長にわたって常に接線壁での厚さが半径壁よりも大きかった。

S_2 層の断面積は夏材仮道管の場合には長さ方向のかなりの範囲にわたって変化するが、春材の場合には先端の極近くで減少するのみであった。春・夏材とも放射組織との交差域で断面積が減少することは見られなかった。

1. は じ め に

木材の仮道管や木部繊維の二次壁の堆積肥厚過程を追求していく一つの方法として、細胞壁厚さの面から検討を加えることが考えられる。そうした approach の一つに、WARDROP^{1,2)} の progressive longitudinal deposition (細胞の中央から両端への二次壁の漸進的堆積) の仮説がある。これは、二次壁形成中の細胞ではその壁厚さが中央部で最も厚く、先端へ近付く程薄くなっているという実験結果を一つの大きな根拠としている。そしてこの事は、細胞壁全体としては偏光顕微鏡的に^{1,2)}、更に単一の壁層に関しては、最近 ROBARDS と KIDWAY³⁾ によって引張あて材繊維の G 層について電子顕微鏡的に確認されている。

ところでこの仮説は、二次壁の肥厚を完了した細胞では、細胞壁あるいは二次壁各層がその全

長にわたってほとんど様な厚さを有する、との仮定に基いていることは明白である。ところが肥厚を完成した細胞に関しては、十字ニコル下で検鏡した場合、細胞壁の呈する干渉色が全長にわたってほぼ一様であるとするのみで、詳細な検討はほとんど加えられていない。従って、二次壁堆積のプロセスを更に明らかにしようとするれば、まず第一に完成した細胞に関してその長さ方向における壁厚さを検討しておく必要がある。

そこで本実験では、針葉樹の春・夏材仮道管の二次壁の大部分を占める中層 (S_2) の厚さに注目し、それを一仮道管内で追跡することによって、完成した細胞壁ではその厚さが仮道管の全長にわたって一様であるのかどうかを再検討することを目的とした。そのために包埋試料から連続的に木口切片を得る、連続切片作成法を用い、その脱包埋切片を走査型電顕 (SEM) で観察した。

この研究の実施ととりまとめに協力して頂いた木材構造学研究室の各位に心から謝意を表します。なお、本報告の概要は第23回日本木材学会大会 (1973, 4, 京都) において口頭で発表した。

2. 材料と方法

アカマツ (*Pinus densiflora* Sieb. et Zucc.) の円盤および京都大学農学部附属演習林上賀茂試験地に生育中のアカマツ立木から、いわゆる成熟材中の典型的春材部と夏材部を得て試料とした。

その試料から、存在する仮道管数が木口面で出来るだけ少なくなる様に試片を切り出すか、または $200 \sim 300 \mu$ 厚の柁目切片を作製し、それから長さ $3 \sim 4 \text{ mm}$ 程度のマッパ棒状小片を得た。それをアルコールシリーズで脱水後常法で Epon 包埋した。

$1 \sim 2 \mu$ 厚の木口切片をガラスナイフを用いて超ミクロトーム (Porter Blum MT-1) で連続的に得た。ところで用いた試料の平均仮道管長は 4 mm 程度であり、その全長にわたって完全な連続薄切片を得ることは非常に困難である。また SEM で切片を観察するには、その表面がかなり平滑であることが必要とされる。そこで SEM 用の切片は、およそ 100μ ごとにガラスナイフの新しい刃先を使って得たものを用いた。その切片はあらかじめ用意したスライドガラスの小片 (約 $8 \times 8 \text{ mm}$) 上に白金ループで移し、乾燥して固着した。脱包埋は IMAI らの方法⁵⁾によって行ない、常法で C—Au 蒸着の後 SEM で観察撮影した。切片は長さ方向 $3 \sim 4 \text{ mm}$ にわたって得たが、その切込量は読取顕微鏡で適宜確認した。

SEM の倍率は試料と対物レンズとの距離によってかなり変化することが知られているが、本実験では同一切片を光学顕微鏡で観察し、任意に定めた二点間の距離を測定することによって各切片ごとに撮影倍率を補正した。なお、仮道管の直径は直交する二本の中央線上で測定し、 S_2 層の厚さは中央線上で向い合った二つの壁の平均値として求めた。また S_2 層の面積は印画紙の切抜秤量法によって求めた。

3. 結 果

1) 夏材仮道管の S_2 層の厚さ

夏材試料の連続切片中の 1 枚を Photo. 1 に示す。夏材試料には $4 \sim 5$ 列の radial file が含まれ、各 file は $7 \sim 8$ 個の仮道管から成っている。各仮道管には **a**, **b**, **c**, ... の様に任意に記号を振って切片から切片へと同定し追跡した。Photo. 2 は夏材木口連続切片の一部拡大写真を、約 500μ おきに示したものである。ここで各写真の右肩の数字は、切片を作製し始めた位置から

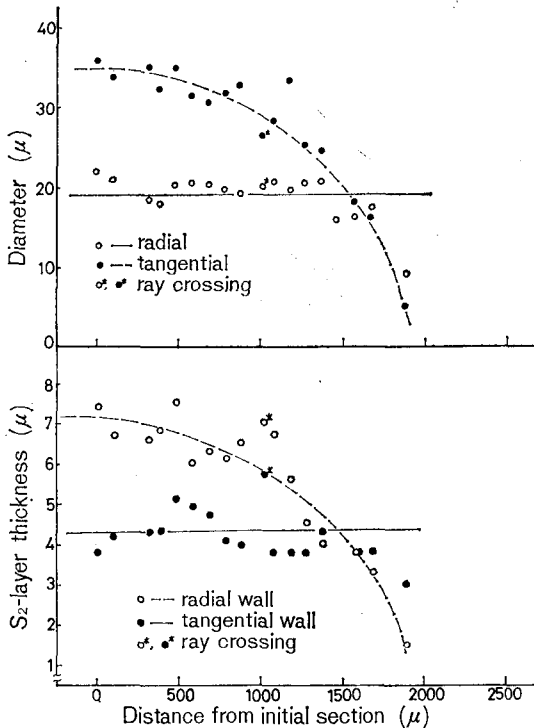


Fig. 1 Variation in the S_2 -layer thickness and the diameter along the length of latewood tracheid **d** (see Photos. 1 and 2). Note the similarity between the curve of tangential diameter and that of S_2 -layer thickness in radial wall.

仮道管の長さ方向についてほぼ一様な値を示しているが、一方 T 径は仮道管の中央付近で最大値を示し先端に向って顕著に減少している傾向が明確にわかる。その時、中央付近では R 径よりも T 径の方がはるかに大きい、先端から 0.5mm 前後では両者が同程度の値をとり、更に先端よりでは逆に R 径の方が大きな値をとっている。こうした傾向は観察した全ての仮道管について見られ、T 径の最大値はどの仮道管でも 40μ 程度であった。一方 R 径は同じ radial file の仮道管でもその平均値は異なり、 $17.5\sim 28.2\mu$ の値をとった。

S_2 層の厚さは T 壁（接線壁）では比較的安定しており一定の変化傾向は見出し得なかったが、R 壁（半径壁）での厚さは中央から先端にかけて顕著に減少していた（Fig. 1）。そして中央部では一般に R 壁の方が T 壁よりも厚いが、先端近くではその関係が逆転している。ここで注目出来るのは Fig. 1 からわかる様に、仮道管の T 径の変化傾向と R 壁での S_2 層の厚さの変化傾向が非常によく似ていることである。即ち、仮道管の断面が正方形になると、 S_2 層の厚さが R・T 壁で等しくなる点はほぼ一致し、共に仮道管の先端から 0.5mm 前後である。

次に、 S_2 層の量としての変化を検討するために、仮道管の横断面における S_2 層の面積を求めたものが Fig. 2 である。Fig. 2 から明らかな様に、中央から先端へと面積が顕著に減少している。そして中央付近での最大値は一般に $500\mu^2$ 程度であった。従って R 壁での厚さの減少のみならず、 S_2 層の量もまた仮道管の先端に向って減少していることがわかった。Fig. 2 の * 印のプロットに注目してみると、仮道管と放射組織が交差した場合にも S_2 層の面積は減少していない。これは他の仮道管でも同様で、交差域で T 径がかなり減少した場合にも面積の減少は

の切込量を μ 単位で示したものである。仮道管 **b** は (A)~(D) と次第に大径となって行くが、**d** は大径から小径へと移行し、(D) の切片では既に消滅していることがわかる。一方仮道管 **g** と **h** は途中から出現して (C)~(D) と径を大きくしている。この様に仮道管の長さ方向で径が変化する場合には、半径方向直径（R 径）はほとんど変化せずに接線方向直径（T 径）が顕著に変化する様子が (A)~(D) の写真から明らかである。また S_2 層の厚さは接線壁ではそれほど変化していないが、半径壁では先端に近いと考えられる小径断面の場合には中央部（大径断面）よりかなり薄くなっていることがわかる。

そこで仮道管の長さ方向に対して仮道管直径、 S_2 層の厚さ、 S_2 層の面積がどのような挙動をとるかを明確にするために各測定値をグラフに図示した。ここでは Photo. 2 の **d** の仮道管についての測定値を Fig. 1 に示す。なお切片上で仮道管が放射組織に接している場合にはそのプロットに * 印を附した。Fig. 1 に見られる様に、夏材仮道管の直径は R 径では

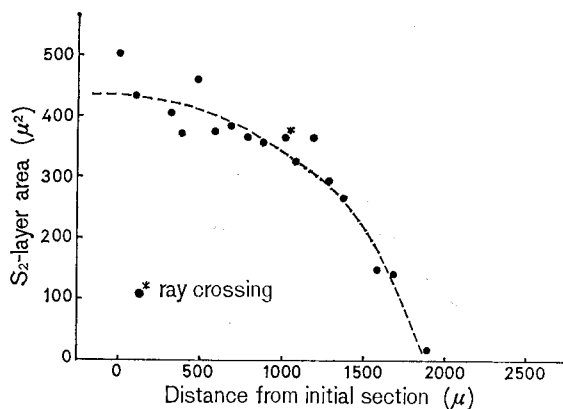


Fig. 2 Variation in the S_2 -layer area along the length of latewood tracheid d. The area is determined with the cut-out method.

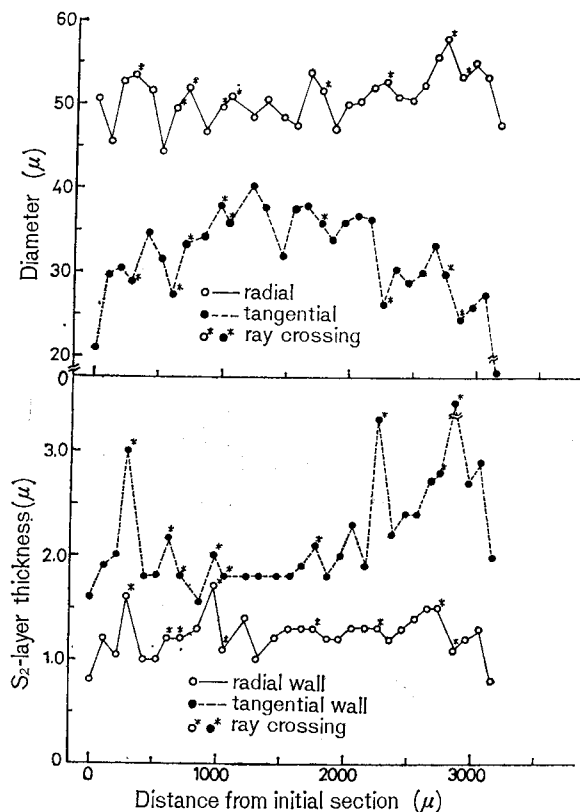


Fig. 4 Variation in the S_2 -layer thickness and the diameter along the almost whole length of earlywood tracheid b-3. Note, in tangential wall, the greater thickness towards the cell tips than in its mid-region.

ら先端にかけて減少していると言える。

2) 春材仮道管の S_2 層の厚さ

春材仮道管についても同様の実験を試みた。夏材の場合と同様仮道管に任意に記号を付け連続

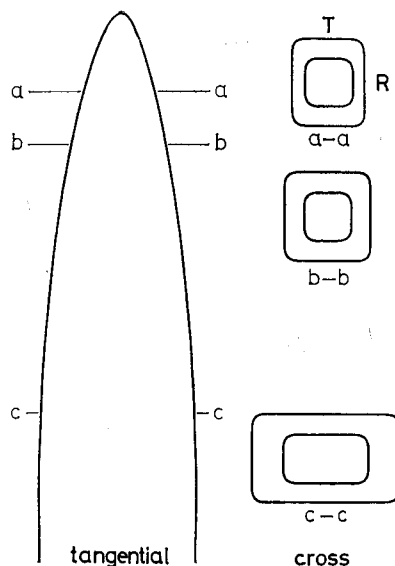


Fig. 3 Diagrammatic representation of the tangential section and the cross sections at three different levels, of a latewood tracheid. Tangential diameter and wall thickness are drawn based upon the data obtained from tracheid d (Fig. 1). The drawing of tangential section is longitudinally shortened.

ほとんど見られず、どちらかと言えば増加する傾向さえ見られた。

以上の様な測定値から夏材仮道管を模式的に表わしたのが Fig. 3 である。Fig. 3 には、夏材仮道管の板目断面の形状を長さ方向にかなり縮めて示し、その a, b, c 各レベルにおける木口断面と細胞壁 (S_2 層) の厚さを示した。夏材仮道管は中央付近では T 径が R 径よりも大きく長方形の断面を示す (c-c) が、先端に向って T 径のみが減少し、いわゆる tapering end を形成している。細胞壁厚さは T 壁ではほぼ一定であるが、R 壁では中央から先端に向って顕著に漸減している。更に、Fig. 2 に示された様に S_2 層の断面積、すなわち S_2 層の量も中央から

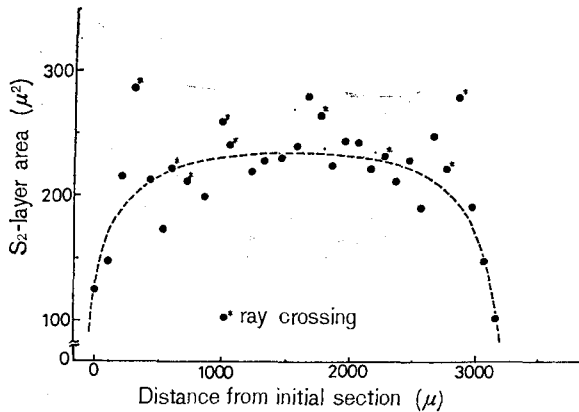


Fig. 5 Variation in the S_2 -layer area along the length of earlywood tracheid b-3. Note that the area shows no reduction in the ray-crossing region (indicated by asterisks).

でも明らかな様に仮道管の断面は半径方向に長い長方形状となっている。

S_2 層の厚さは Fig. 4 に見られるごとく非常に変動が大きくて、一般的な変化傾向は見出し得なかったが、仮道管の全長にわたって常に T 壁よりも厚くなっていた。変動の著しい所は放射組織との交差がある部分ないしはその近辺で、特に T 壁での厚さが増大する傾向がある。そしてその傾向は先端よりの部分で著しく、中央部では値の変動はそれほど見られなかった。

S_2 層の面積を求めてみると (Fig. 5)、先端近くでは顕著に値を減じる傾向を示すが、中央部ではかなりの範囲にわたって安定した値をとっている。しかし、放射組織との交差域では比較的大きな値を取り、特に先端近くでは著しく大きな値をとる傾向がある。

以上の様に、春材仮道管の場合には S_2 層の厚さは先端の極近くでやや値を減じる以外、その全長にわたって比較的一様であると言える。

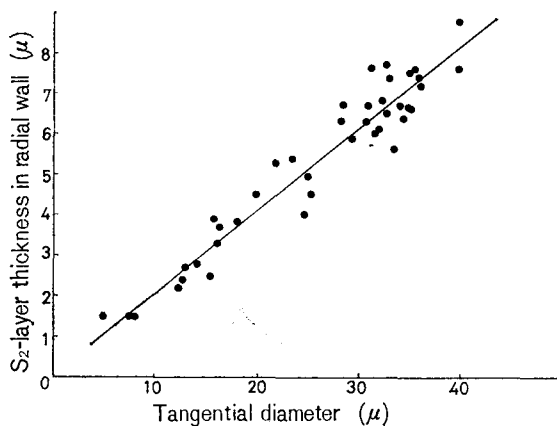


Fig. 6 Relationship between the S_2 -layer thickness in radial wall and the tangential diameter, in latewood tracheids. The data are drawn from tracheids d, g and h.

切片で追跡して行った。夏材仮道管と比較して先端近くで T 径が減少している以外、 S_2 層の厚さの変化傾向等は写真から読み取ることが出来ない。そこで夏材仮道管の場合と同様に一本の仮道管についての測定値をプロットしたものが Fig. 4 である。Fig. 4 には仮道管の全長がほぼ含まれている。ここで春材仮道管の直径の変化傾向は夏材仮道管の場合と同様で、その長さ方向に関して R 径は比較的一定した値をとるが、T 径は中央部で最も大きく先端に向かって減少している。ただし、春材の場合には仮道管の全長にわたって常に R 径の方が大きく、木口切片

4. 考 察

以上述べた様に、一仮道管内における S_2 層の厚さは、中央と先端、R 壁と T 壁とにおいて必ずしも一様でないことが明らかとなった。

ところで夏材仮道管の場合、その T 径と R 壁 S_2 層の厚さの変化が類似していることは既に指摘したが (Fig. 1)、両者の関係をグラフに表わすと Fig. 6 の様になり、かなりの直線的関係が存在することがわかる。即ち夏材仮道管の R 壁 S_2 層の厚さは、T 径と歩調を合わせて変化することが明白である。また夏材仮道管の場合には、R 径と T 壁 S_2 層の厚さがほぼ一定

であり、断面が四角形と見なせるから、当然 S_2 層の面積も T 径と直線関係を有することになる (Fig. 7)。

先に述べた様に、二次壁の progressive longitudinal deposition の考え方では、完成した二次壁の壁層厚が細胞の中央から先端にかけてほとんど一様であることを仮定している。^{1,2)} しかし本実験によると、夏材仮道管の S_2 層の厚さは中央部では先端近くの 7 倍程度の値を示し、その差はおおよそ 7μ であり、しかも仮道管長のかなりの範囲にわたって変化していた (Fig. 1)。また R 壁と T 壁とでは仮道管の中央部で 4μ 近くの差 (R 壁の値が T 壁の値の 2 倍近い) があり、その差は全長

にわたって一定ではない (Fig. 1)。この様な結果は、同心円状のラメラが生長堆積し、細胞壁肥厚が完了した仮道管では壁厚さがその全長にわたってほとんど一様になるとする考え方には一致しない。^{1,2)} R 壁と T 壁の厚さの差をセルロース以外の介在物質の沈着量の差等に帰することは、その差の大きさ等から考えて無理であろう。

一方春材の場合には、仮道管の長さ方向で S_2 層の厚さは大略一様と考えられる。しかし R 壁と T 壁とではやはりかなりの差 (場合によっては 2 倍以上の差, Fig. 4) が存在し、また夏材とは逆に中央よりも先端の方が厚くなっている場合さえあるので (Fig. 4)、同心円状ラメラの漸進的堆積の考え方をそのまま適用することは出来ない様である。

ところでポプラの引張⁶⁾材繊維の G 層 (ゼラチン層) も中央で最も厚く、先端に向って厚さを減じているとする結果が得られているが、これは本実験の夏材仮道管の R 壁における S_2 層の厚さ変化と一致している。この様に、既に得られている二次壁形成中の細胞における壁層厚の長さ方向における変化と、二次壁形成を完了した細胞における厚さの変異との関係については更に検討が必要である。^{1,2,3)}

最後に S_2 層の面積について触れておく。単一仮道管の引張破壊⁷⁾に関して、一般に放射組織との交差域が強度的な弱点になりやすいとされている。ところが既に指摘した様に、交差域でも S_2 層の面積の減少はほとんど見られず、どちらかと言えば増加する傾向さえ見られた。このことは、交差域の強度的な弱点は、少なくとも S_2 層の面積の減少によってもたらされたものではないことを示している。従ってこのことに関しては他の要因について検討されるべきものと考えらる。

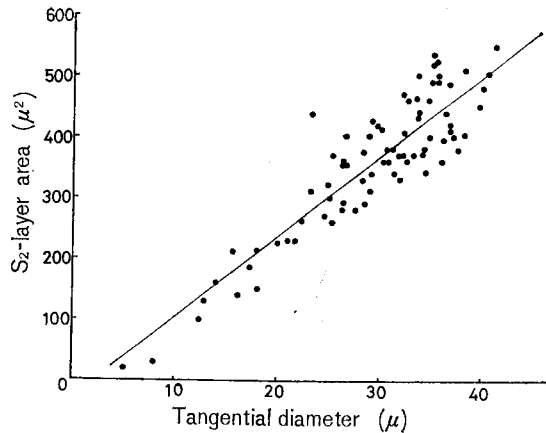


Fig. 7 Relationship between the S_2 -layer area and the tangential diameter, in latewood tracheids. The data are drawn from four latewood tracheids (a, b, d and g).

引用文献

- 1) WARDROP, A. B.: The structure and formation of the cell wall in xylem. In: The Formation of Wood in Forest Trees (M. H. Zimmerman ed.), Academic Press, N. Y., pp 87—134, (1964)
- 2) WARDROP, A. B. and H. HARADA: The formation and structure of the cell wall in fibres and tracheids, J. Exp. Botany, **16**, 356—371, (1965)
- 3) ROBARDS, A. W. and P. KIDWAI: Microtubules and microfibrils in xylem fibres during secondary cell wall formation, Cytobiologie, **6**, 1—21, (1972)

- 4) 佐伯 浩：針葉樹材における構造の年輪内変移に関する研究，京大学位論文，(1968)
- 5) IMAI, Y., A. SUE and A. YAMAGUCHI: A removing method of the resin from epoxy-embedded sections for light microscopy, **17**, 84—85, (1968)
- 6) 奥村正悟，原田 浩，佐伯 浩：ポプラ引張あて材の一繊維内における G 層の厚さ，第24回日本木材学会大会研究発表要旨，(1974)
- 7) 古川郁夫：走査型電子顕微鏡による単一仮道管の引張破壊形ならびに破壊過程の観察，京大修士論文，(1973)

Résumé

The thickness variation of the S_2 layer along the length of a mature tracheid was studied by serial transverse sectioning to examine the Wardrop's progressive longitudinal deposition theory for secondary wall layers. The 1–2 μ thick sections were obtained from the epoxy-embedded materials (*Pinus densiflora* SIEB. et ZUCC.) using a glass knife; were mounted on a small piece of glass slide (ca 8×8mm); and then were dried. After removing the embedding medium with KOH saturated ethanol solution, the sections were coated with carbon and gold and examined in a JSM-U3 scanning electron microscope. Cells were arbitrarily marked to be followed from section to section.

In a latewood tracheid, the thickness of the S_2 layer was relatively uniform along the tracheid length in the tangential wall, whereas in the radial wall it conspicuously decreased from the mid-region of the tracheid towards its tip (Photo. 2; Fig. 1). The S_2 layer was much thicker in the radial wall at the mid-region of a tracheid than in the tangential one, but the relation reversed near the tips (Figs. 1 and 3). The reduction in thickness towards the cell tips appeared to be related to the tangential diameter of cells (Fig. 1). The thickness, in fact, showed a linear relationship to the tangential diameter (Fig. 6).

In an earlywood tracheid, the S_2 layer did not distinctly reduce the thickness towards cell tips, but it might show the rather even thickness through the tracheid length, especially in the radial wall (Photo. 3; Fig. 4). As contrasted with a latewood tracheid, the S_2 layer thickness in an earlywood tracheid was greater in the tangential wall through the whole length than in the radial one (Fig. 4).

Incidentally, the area of the S_2 layer in the transverse sections also decreased gradually from the mid-region of the latewood tracheid towards its tip (Fig. 2), and the decrease was constantly related to the tangential diameter (Fig. 7), while in an earlywood tracheid it showed a slight decrease only in the close vicinity of the tips (Fig. 5). The reduction of the S_2 -layer area was seldom recognized in the region where the tracheid crosses the ray, though a distinct increase was sometimes observed in an earlywood tracheid (Figs. 2 and 5).

Because of the considerable variation in wall thickness, not only along the tracheid length, but also between the radial and the tangential wall, the mechanism and the process for the secondary wall deposition need further examination.

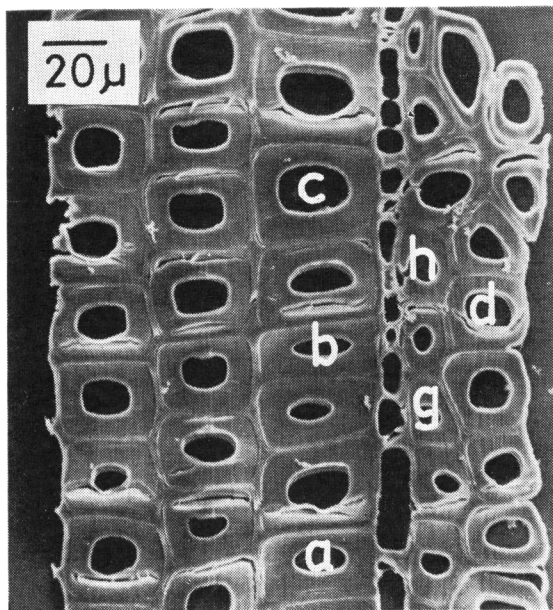


Photo. 1 Scanning electron micrograph of the transverse section of the latewood of *Pinus densiflora* SIEB. et ZUCC. The tracheids are marked alphabetically to be followed from section to section. Embedding medium has been removed.

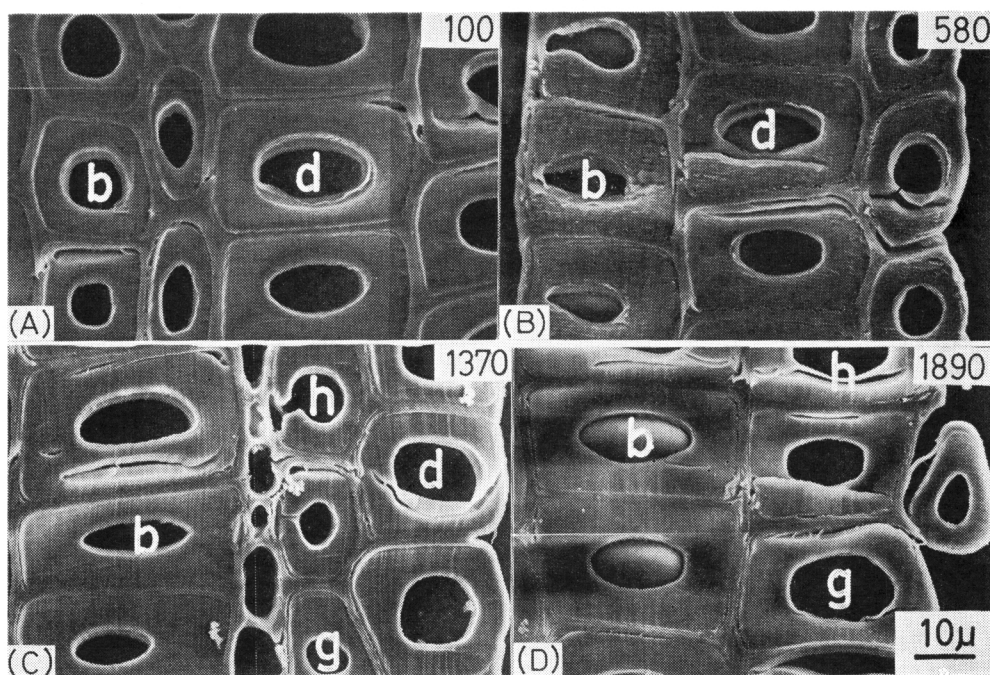


Photo. 2 Scanning electron micrographs of the transverse section of latewood taken at about 500 μ intervals along the length. The numerals on each micrograph indicate the distance, in micron, from the initial section. Note that the individual tracheid reduces the radial wall thickness with the reduction of the tangential diameter, while the tangential wall thickness is fairly constant.