

小径広葉樹の材質 (第3報)

層階状もしくは非層階状構造をもつ樹種の繊維長および
道管要素長の水平変動

古川郁夫*・中山秀樹*・作野友康*・岸本 潤*

昭和57年7月31日受付

Wood Quality of Small Hardwoods (Ⅲ)

Horizontal Variations in the Length of Fibers and Vessel Elements
in Trees with Storeyed and with Non-storeyed Wood

Ikuo FURUKAWA*, Hideki NAKAYAMA*, Tomoyasu SAKUNO*
and Jun KISHIMOTO*

The horizontal variations in the length of fibers and vessel elements within trees with storeyed wood, that is, *Robinia pseudoacacia*, *Diosphyros kaki* and *Tilia japonica*, and within a tree with non-storeyed wood, *Alnus hirsuta*, were examined.

In storeyed wood, the length of vessel elements was almost constant from pith outwards, while the fiber length, as described in Hejnowicz's paper, showed a distinct cyclic seasonal change. On the other hand, both the lengths of fibers and vessel elements in non-storeyed wood increased, always correlating to each other from pith outwards.

In the case of storeyed wood, the fibers elongated from three to five times as long as the vessel elements. However, the fibers in non-storeyed wood elongated only about sixty percent of the vessel elements.

It is concluded that the schematic representations of the horizontal variations of fiber length in storeyed and in non-storeyed wood, which were proposed by Hejnowicz (1959), are appropriate for the model of within-tree variation of fiber length.

緒 言

前報⁹⁾では、小径広葉樹71種の主要構成要素長、とくに繊維(真正木繊維と繊維状仮道管の両者を含む)と道管要素の長さの樹幹内での半径方向の変動(以下水平変動と略記)について報告した。これらの変動パターン

は典型的な2つの型(I型とⅢ型)と中間型(Ⅱ型)の3つに大別することができた。すなわち、I型とは、髓から外側(樹皮側)に向って道管要素長がほとんど変化しないにもかかわらず、繊維長のみが増加する型である。これに対しⅢ型は、繊維長、道管要素長ともに髓から外側に向って増加する型である。

* 鳥取大学農学部林学科木材工学及び林産化学研究室
Department of Forestry, Faculty of Agriculture, Tottori University

広葉樹にみられる繊維長および道管要素長のこのような変動について、Hejnowicz は *Populus tremula*¹⁰⁾ および *Robinia pseudoacacia*¹¹⁾ を用いて各年輪内および年輪間の変動を調べた結果、非層階状構造をもつ *Populus* ではⅢ型を、層階状構造をもつ *Robinia* ではⅠ型を示すことを見出している。この原因について、層階状構造をもつ樹種の繊維は形成層始原細胞から分裂した後の伸長生長量が形成層の年令（髄からの年輪数）とともに大きくなることによって長くなるのに対し、非層階状構造をもつ樹種の場合は、形成層帯での紡錘形始原細胞の長さそのものが形成層の年令とともに増大することによって長くなるためであろうとしている。繊維長の変動を道管要素長（近似的に紡錘形始原細胞の長さともみなすことができる）と関連させて、しかも層階状構造をもつ樹種と非層階状構造をもつ樹種とを対比的に調べた

例は Hejnowicz の他になく、この点に関する知見は現在でも少なく、不明な点が多い。

したがって、本研究の目的は、前報の調査結果をもとに、典型的な層階状構造をもつ樹種3種、すなわちニセアカシア、カキノキ、シナノキ、および非層階状構造をもつ樹種1種、すなわちヤマハンノキを選び、これらの各年輪内および年輪間での繊維長と道管要素長の水平変動を調べることによって、Hejnowicz が提案している繊維長変動モデル¹¹⁾の妥当性を検討することである。

材料と方法

本実験に供試した材料の概要を Table 1 に示す。なお、ニセアカシアは鳥取大学湖山演習林で、他の3種は鳥取大学蒜山演習林とその付近で採取した。

Table 1. Profiles of examined materials

Species	number of annual rings	DBH (cm)	arrangement of elements	number of examined rings
ニセアカシア <i>Robinia pseudoacacia</i> L.	14	15.4	R, S	all
カキノキ <i>Diospyros kaki</i> Thumb.	32	15.0	D, S	10
シナノキ <i>Tilia japonica</i> Simk.	21	10.8	D, S	10
ヤマハンノキ <i>Alnus hirsuta</i> Turcz.	29	11.0	D, NS	9

Note: R: ring-porous wood S: storeyed wood
D: diffuse-porous wood NS: non-storeyed wood

各樹種1本につき、その胸高部位付近から厚さ2cmの円板を採取し、これから髄を通る幅0.5cmのまき目ブロックを作製した。このブロックを水で煮沸軟化後、髄側からマイクロトームで板目の連続切片を切削した。ニセアカシアは孔圏のところを300 μ mの厚さで、孔圏外を100 μ mの厚さで切削した。他の樹種はすべて200 μ mの厚さで切削した。各年輪内に含まれる全切片のうきから等間隔になるよう約10枚の切片を選び出し、これらを解繊処理した。各切片は、2~3倍に希釈した Jeffrey 氏液で室温下で8~14時間処理後、よく水洗してから解繊した。繊維のけん濁液を一時プレバラートにし、万能投影器で50倍に拡大し、スクリーン上で一切片につき繊維50本、道管要素30本を測定した。各切片につき、測定値の算術平均値をその切片の繊維長および道管要素長とした。なおここでいう道管要素長とは要素の先端から先端までの長さである。

結果

(1) 層階状構造をもつ樹種の繊維長および道管要素長の水平変動。

Fig. 1 は、ニセアカシアの第2,7,13,14各年輪内の繊維長および道管要素長の水平変動を示す。各年輪内において、道管要素長の各測定点の変動係数は10~15%と小さく、かつ変化の範囲（最大値と最小値の差）も小さいことから、1年輪内における道管要素の長さはほぼ一定であるとみなしてさしつかえないであろう。これに対して繊維長の各測定点の変動係数は7~10%と小さく、変化の範囲は年令とともに150 μ mから550 μ mと次第に大きくなると同時に、最初に形成された早材部の繊維長はほとんど大きくなる。しかも繊維長は年輪界（早材形成の最初の部分）で最小値を、年輪内の中央付近で最大値を示す上に凸な独特の変動パターンを示す。さらに、このような年輪内での変動パターンは生長の良否、すなわち年輪幅とは無関係であった。

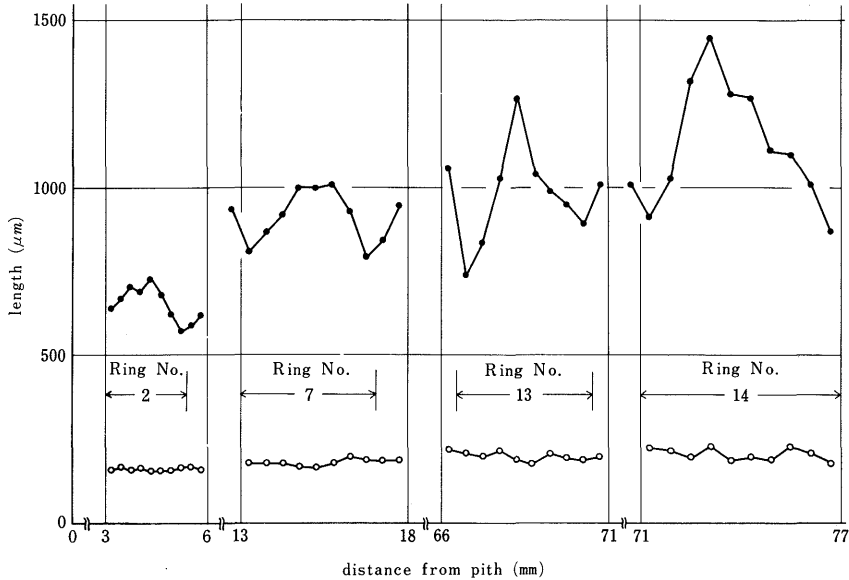


Fig. 1 Horizontal variations of the length of fibers (—●—) and vessel elements (—○—) within the four growth rings in *Robinia pseudoacacia*

Fig. 2 はニセアカシアの各年輪毎の繊維長および道管要素長の全測定値の平均値を、髄からの年輪数に対してプロットしたものである。図からも明らかなように、道管要素長は第1年輪から最終形成年輪までの間に約40 μm しか増加しないのに対して、繊維長はその間に約500 μm も増加する。

このようなニセアカシアの年輪内および年輪間での繊維長と道管要素長の変動パターンは、Hejnowicz が報告しているの¹¹⁾とほぼ完全に一致していた。

Fig. 3 はカキノキの第3, 13, 17, 29各年輪内の繊維長と道管要素長の水平変動を示す。カキノキの場合も、各測定点の変動係数は10%かそれ以下であり、各年輪内での変動パターンも、道管要素長はほぼ一定で、繊維長は年輪中央付近で最大値をもつ上に凸な曲線を描き、年輪幅には無関係であるなど、ニセアカシアと多くの点で似ているが、道管要素長がニセアカシアよりも大きく、しかも繊維長の変化の範囲は年令とともに150~300 μm の範囲で増大するもののニセアカシア程大きく変化せず、さらに最初に形成された早材部の繊維長が年令とともに次第に大きくなるなどの点でニセアカシアの変動パターンとは若干異っていた。

Fig. 4 はカキノキの繊維長および道管要素長の各年輪内での全測定値の平均値を髄からの年輪数に対してプロットしたものである。両者の変動パターンはニセアカシ

アの場合と似ている。第1年輪から最終形成年輪までの間に、道管要素長は約50 μm 、繊維長は約500 μm 増加している。

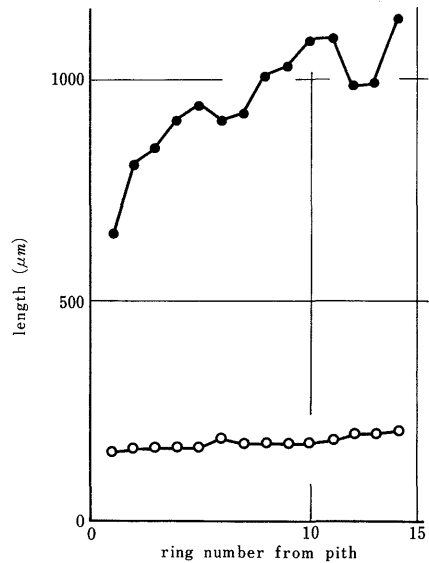


Fig. 2 Horizontal variations of the average length of fibers (—●—) and vessel elements (—○—) amongst rings within the stem of *Robinia pseudoacacia*

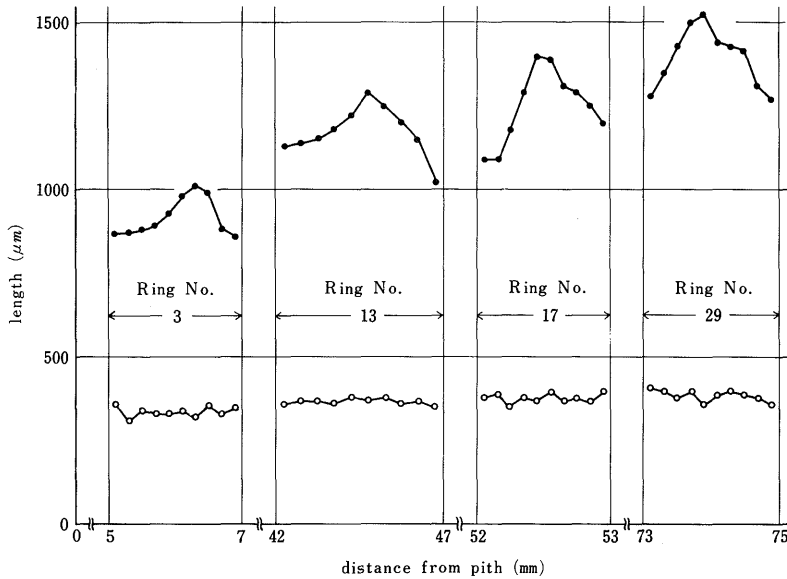


Fig. 3 Horizontal variations of the length of fibers (—●—) and vessel elements (—○—) within the four growth rings in *Diosphyros kaki*

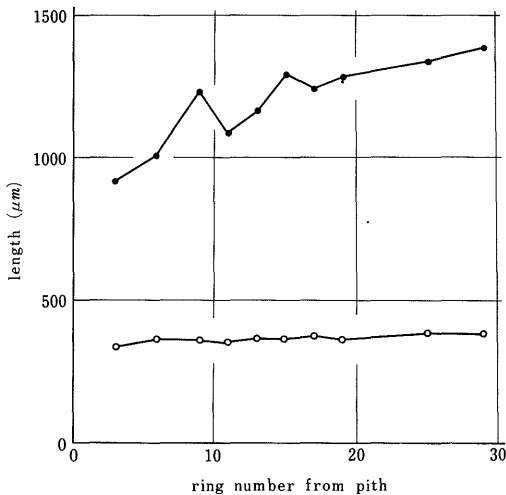


Fig. 4 Horizontal variations of the average length of fibers (—●—) and vessel elements (—○—) amongst rings within the stem of *Diosphyros kaki*

Fig. 5 はシナノキの第6, 11, 14, 21各年輪内の繊維長と道管要素長の水平変動を示す。シナノキにおいても、各測定点の変動係数は10%前後と小さく、各年輪内の変動傾向をみても年輪幅とは無関係に道管要素長はほぼ一定であるのに対して、繊維長のみが大きく変化する

など、層階状構造をもつ樹種に特有な変動パターンがみられた。とくにシナノキでは、繊維長が年輪内で漸次増加しつづけるようなパターン、すなわち早材形成の最初に最小値を、最終晩材形成部で最大値を示すようなパターンがしばしばみられ、しかも最初に形成された早材部の繊維長も年令とともに増大する傾向が認められた。さらに道管要素長はニセアカシアの約2倍であった。

Fig. 6 はシナノキの繊維長および道管要素長の各年輪毎の平均値を髄からの年輪数に対してプロットしたものである。両者の変動パターンはニセアカシアやカキノキのそれと似ている。さらに第1年輪から最終形成年輪までの間で道管要素長は約50 μ m、繊維長は約500 μ m増加している。

(2) 非層階状構造をもつ樹種の繊維長および道管要素長の水平変動

Fig. 7 にヤマハンノキの第7, 15, 21, 27各年輪内の繊維長と道管要素長の水平変動を示す。道管要素長、繊維長とも各測定点の変動係数は10%以下と小さいことから、これまでと同様に、ここにみられる変動パターンは測定点のバラツキというよりはむしろ本実験に供試したヤマハンノキに固有の変動であると考えられる。道管要素長も繊維長も年令とともに増加しており、しかも各年輪内において多少の変動はあるものの、ほぼ単調に増加している。さらに年輪内で繊維長と道管要素の各変動間

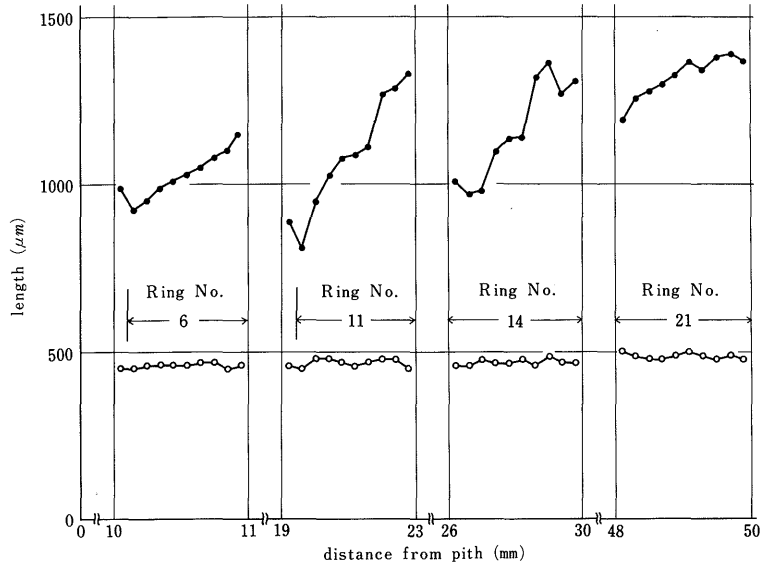


Fig. 5 Horizontal variations of the length of fibers (—●—) and vessel elements (—○—) within the four growth rings in *Tilia japonica*

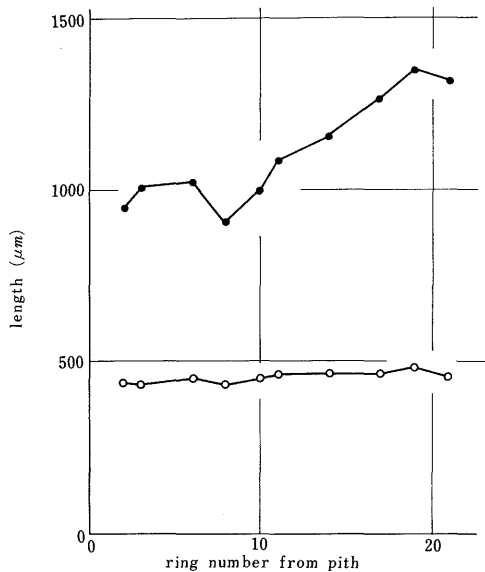


Fig. 6 Horizontal variations of the average length of fibers (—●—) and vessel elements (—○—) amongst rings within the stem of *Tilia japonica*

で対応関係も認められる。

Fig. 8 はヤマハノキの繊維長および道管要素長の各

年輪毎の全測定値の平均値を髄からの年輪数に対してプロットしたものである。これからも明らかなように、ヤマハノキでは繊維長、道管要素長ともに髄からの年輪数が大きくなるにつれて増大し、しかも両者の間に明瞭な対応関係が認められる。また道管要素長も層階状構造をもつ樹種のそれに比べて、700~1100 μm と著しく長い。第1年輪から最終形成年輪までの間で、道管要素は約400 μm 、繊維は約700 μm と、ともに増大している。ニセアカシア、カキノキ、シナノキのそれらと比較すると、道管要素長の増加の著しいのが特徴である。

考 察

広葉樹の繊維長変動については、針葉樹の仮道管長変動の研究と同様に、これまでも多数報告されているが^{1, 4-8, 12, 13} それらのほとんどは非層階状構造をもつ樹種に関するものである。これは、パルプ用材とか加工用材として有用な広葉樹のほとんどが非層階状構造を有しているためである。層階状構造をもつ樹種は、従来の利用用途からはずれているためこれまであまり研究されなかったが、次のような理由から今後もっと研究する必要があると考える。第1は、繊維長変動のメカニズムを解明するうえで必要不可欠な形成層始原細胞の分裂様式とか紡錘形始原細胞の長さについて、層階状構造をもつ樹種は特異的であり、非層階状構造をもつ樹種のそれらと対

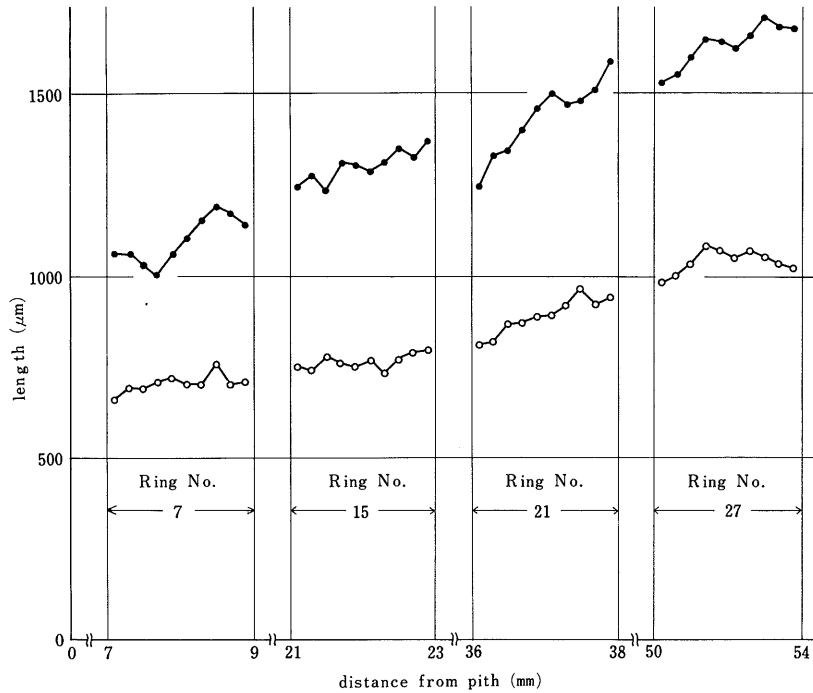


Fig. 7 Horizontal variations of the length of fibers (—●—●) and vessel elements (—○—○) within the four growth rings in *Alnus hirsuta*

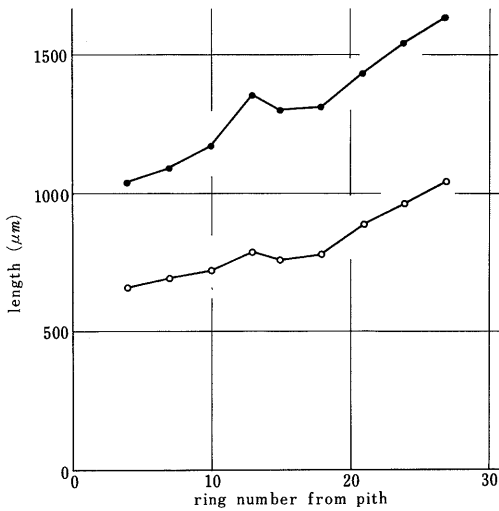


Fig. 8 Horizontal variations of the average length of fibers (—●—●) and vessel elements (—○—○) amongst rings within the stem of *Alnus hirsuta*

比しながら研究することによって、繊維長変動のメカニズムをより正確に把握することができると期待される。第2は、マメ科など、層階状構造をもつ樹種の中には遺伝的にも優れた特性をもち、生長が早く、蓄積量も無視できないものが少なくなく、今後林産資源として利用できる可能性の高い樹種が数多く存在する。

ところで、本実験の測定結果をもとに、広葉樹の繊維長および道管要素長の水平変動パターンを模式的に示すと Fig. 9 のようになる。

Fig. 9 の(a)は典型的な層階状構造をもつ樹種の変動パターン(ニセアカシア型)で、Hejnowicz の提唱している模式図¹¹⁾と一致している。このタイプの繊維の長さは、主に3つの要因によって決定されていると推定される。すなわち、このタイプでは形成層始原細胞は完全な垂層分裂(半径面分裂)によって幹の円周の拡大をはかりながら、同時に並層分裂によって直径方向の増大を行っていると考えられる。並層分裂後、道管要素となるべき細胞はほとんど伸生長せず、ただ直径のみが増大すると考えられるので、この場合の母細胞および分裂直後の娘細胞の長さは、ほぼ道管要素の長さ(l_{oc})とみなし

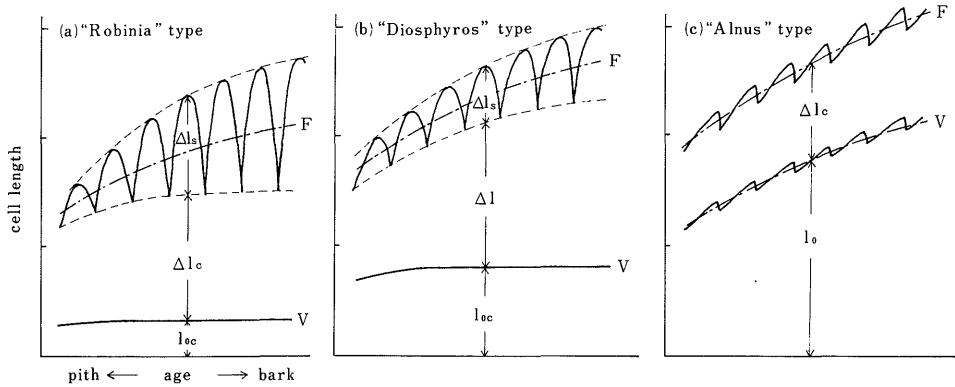


Fig. 9 Schematic representations of horizontal variations of the length of fibers (F) and vessel elements (V) within and amongst rings in the trees with storeyed wood ((a) and (b)) and with non-storeyed wood ((c))

Note : l_0, l_{oc} : the length of vessel elements, which is approximately the same as the length of fusiform initial

$\Delta l, \Delta l_c$: the amount of elongation after cell division

Δl_s : the amount of seasonal elongation of the differentiating fiber

ていいであろう。これに対して、繊維となるべき細胞は分裂後直ちに伸長生長を開始するものと推定される。この際、季節（環境）に関係なくほぼ一定量 (Δl_c) 伸長生長をした後、さらに分裂の時期による周期的な伸長生長量 (Δl_s) が付加されるものと思われる。しかも、この Δl_s は形成層の年令とともにある時点まで増大するのが特徴である。したがって、最終的な繊維長 (l) は;

$$l = l_{oc} + \Delta l_c + \Delta l_s$$

となる。ニセアカシアの場合、早材形成初期の繊維長、すなわち $l_{oc} + \Delta l_c$ はほとんど変化せず、 Δl_s のみが年輪内で周期的に変動するのが特徴である。この場合の伸長生長は、Hejnowicz が指摘しているように、分裂後の細胞相互の位置関係をあまり変えることなく、しかも細胞先端が周囲の細胞の間に割り込むように伸長する、いわゆる割り込み生長 (intrusive growth) によって伸長するものと思われる。ところで、このような季節による周期的な変動のメカニズムについては今なお不明である。

次に、層階状構造をもつ樹種のもう1つの変動パターンが Fig. 9 の (b) であり、カキノキ、シナノキがこれに該当する。このタイプは図にも示されているように、道管要素長、すなわち紡錘形始原細胞長 (l_{oc}) はほぼ一定であり、伸長生長量が年輪内で周期的に変動することなどはニセアカシア型と同じであるが、早材形成直後の伸長生長量 (Δl) が形成層の年令とともに増大する反面、季節による周期的伸長生長量 (Δl_s) は形成層の年令が増

してもニセアカシア程大きくならない点で、ニセアカシア型とは若干異っている。しかし、この場合も全伸長生長量は200~300%と大きい。

ところで、(a), (b) いずれの型も層階状構造をもつ樹種の場合は、紡錘形始原細胞の長さは形成層の年令や環境からの影響を受けることなくほぼ一定であるが、分裂後の伸長生長量 (Δl あるいは Δl_s) が形成層の年令とともに周期的に変動しながら変化の範囲が次第に増大することによって、年輪内での平均繊維長はみかけ上針葉樹の仮道管長の場合と同様に、髄から外側に向かって増加するパターンを描く。

他方、非層階状構造をもつ樹種の変動パターンを Fig. 9 の (c) に示す。この場合、道管要素長と繊維長はほぼ1対1の対応関係を維持したままで繊維長が髄からの年輪数とともに増加する。これは、針葉樹仮道管の水平変動のメカニズムとして Bannan の古典的な研究³⁾ が示しているように、幹の円周および直径増大の過程で、紡錘形始原細胞が偽横分裂を繰り返していくうちに、短い始原細胞は放射組織になるとか、消失する反面、比較的長い始原細胞のみが生き残ることにより、紡錘形始原細胞の平均長さが形成層の年令とともに次第に大きくなり、その結果平均繊維長が髄から外側にいくにしたがって増大するためであろう。すなわち、非層階状構造をもつ樹種の場合、道管要素長の伸長生長量を無視すれば、紡錘形始原細胞自体の平均長さ (l_0) が形成層の年令とともに増加していると考えられる。しかもこの場合の l_0 は、層階状構造を

もつ樹種の l_0 に比べて2~5倍も長いのが特徴である。一方、この型では、分裂後の繊維の伸長生長量(Δl_0)は、層階状構造をもつ樹種のそれに比べて約半分と小さく、しかも形成層の年令とともにあまり大きくならないため、この型の全伸長生長量($\Delta l_0/l_0$)はせいぜい50~60%であり、層階状構造をもつ樹種に比べて分裂後の伸長生長はかなり小さいことが分る。針葉樹仮道管の全伸長生長量は、Baileyの報告²⁾にもあるように、5~10%とさらに小さいが、形成層での分裂様式とか分裂後の伸長生長があまり大きくならないなどの点で、非層階状構造をもつ広葉樹の繊維長の水平変動のメカニズムは、針葉樹仮道管のそれと本質的に同じと考えられる。

BissetとDadswell,¹⁾Denne⁵⁾らは、非層階状構造をもつ広葉樹の繊維長が年輪内で特徴的なパターンを描いて変動することを報告している。しかし残念なことに、これらの研究では道管要素長もしくは始原細胞長との比較がなされていないため、このような繊維長の特徴的な年輪内変動が、繊維自体の伸長生長の季節的変動によるものか、始原細胞長の季節的変動にともなう変動なのかを判定することができない。本実験では、ヤマハンノキしか測定していないため、この点に関して断定することは困難であるが、多分後者の原因によるものと思われる。しかしこの点については更に検討を要する。

結 論

本研究では、広葉樹の繊維長の水平変動について、とくに典型的な層階状構造をもつ樹種であるニセアカシア、カキノキ、シナノキと非層階状構造をもつヤマハンノキの繊維長および道管要素長の年輪内での変動について調べた。その結果、広葉樹の繊維長の水平変動のメカニズムは、層階状構造をもつ樹種と非層階状構造をもつ樹種とで本質的に異なっていることが推定された。

すなわち、層階状構造をもつ樹種の繊維長は、紡錘形始原細胞の長さにはほとんど無関係で、分裂後の伸長生長(多分割り込み生長)にのみ依存しており、しかも伸長生長の際には季節などの周期的な環境の影響を強く受け、その程度は形成層の年令とともに増大する。これに対して、非層階状構造をもつ樹種の繊維長は、紡錘形始原細胞の長さには強く依存している。この場合、始原細胞の長さはその分裂様式(多分偽横分裂が主)から考えて形成層の年令とともに増大し、その際季節などの環境因子は形成層での分裂頻度に関与していると考えられる。

以上のことから、広葉樹の繊維長の水平変動に関する模式図として、Hejnowiczが提案しているモデルはほ

ぼ妥当であると結論づけることができる。ほぼ妥当というのは、層階状、非層階状を問わず、樹種によって変動パターンに若干の相違があるからである。

ところで、広葉樹の形成層における紡錘形始原細胞の分裂様式と分裂後の伸長生長との関係とか伸長生長のメカニズムについては現在なお不明な点が多く、今後の研究に待たねばならない。さらに、紡錘形始原細胞の長さを道管要素の長さから推定する場合、道管要素の突起部(tail部)と胴体部(body部)とでは伸長生長に違いがあると思われるので、この点についても今後調べる必要がある。また、層階状構造をもつ樹種の繊維について、その壁構造を詳細に調べれば、割り込み生長によって著しく伸長した部分とそうでない部分とでは壁に何んらかの構造的な違いがあると予想され、このことから針葉樹仮道管の壁形成とは異なる広葉樹繊維細胞の壁形成に関する知見を得ることができると期待される。

文 献

- 1) Amos, G. L., Bisset, I. J. W. and Dadswell, H. E. : *Aust. J. Sci. Res.*, B3 393-413 (1950)
- 2) Bailey, I. W. : *Am. J. Botany*, 7 355-367 (1920)
- 3) Bannan, M. W. : *For. Prod. J.*, 17 63-69 (1967)
- 4) Chow, P. : *For. Sci.*, 17(2)186-189 (1971)
- 5) Denne, M. P. and Whitbread, V. : *Can. J. For. Res.*, 8 253-260 (1980)
- 6) Desch, H. E. : *New Phytologist*, 31(2) 6-118 (1932)
- 7) Dinwoodie, J. M. : *Forestry*, 34(2)125-144 (1961)
- 8) Ezell, A. W. and Schilling, P. E. : *Wood Sci.*, 11(4) 252-256 (1979)
- 9) 古川郁夫・世古口昌子・松田雅子・作野友康・岸本潤 : 鳥大農広葉樹研究, 第2号 (印刷中)
- 10) Hejnowicz, A. and Hejnowicz, Z. : *Acta Soc. Bot. Pol.*, 27 131-159 (1958)
- 11) Hejnowicz, A. and Hejnowicz, Z. : *ibid*, 28 453-460 (1959)
- 12) Spurr, S. H. and Hyvärinen, M. J. : *Bot. Rev.*, 20 561-575 (1954)
- 13) Taylor, F. W. : *Wood Sci.*, 11(3)193-199 (1979)