Jour. Agri. Sci., Tokyo Univ. of Agric., 46 (2), 142–148 (2001)
東京農大農学集報，46（2），142–148（2001）

カラマツ樹皮のスクレレイド分化と成熟

小嶋てい子*・大林宏也**・塩倉高義**

（平成13年2月28日受付/平成13年6月14日受理）

要約：東京農業大学奥多摩演習林内のカラマツ1個体を供試木とし，5～11月に地上高1.2，4.2，7.2，9.0 mの部位から樹皮試料を採取し，内樹皮横断面でスクレレイドの月ごとの変化を観察した。さらに，11月にこの供試木を伐採して得た円板から樹皮および木部試料を得て，スクレレイドの観察および寸法測定，仮道管の寸法測定を行った。⑴スクレレイドの厚壁化は5月下旬から6月下旬の間に開始し，9月にはほぼ完了した。⑵スクレレイドには大きく分けて3つの形態があった。Ⅰ型は細長い紡錘形をしており，形成層年齢が高い試料で多く観察された。Ⅲ型は多方向に分枝が出ており，形成層年齢が低い試料で観察された。Ⅱ型はⅠ型とⅢ型の中間の形態であった。⑶スクレレイドの長さや形状比の変動傾向は，仮道管の長さのそれに極めて類似していた。

キーワード：カラマツ，スクレレイド，仮道管，二次師部，光学顕微鏡観察

1. 緒　言

カラマツ（*Larix kaempferi*（Lamb.）CARRIÈRE）の樹皮を素手で触ったときに，「とげ」が刺さることをしばしば経験する。この「とげ」は樹皮中にある厚壁細胞で，スクレレイド（sclereid）と呼ばれている。スクレレイドは針葉樹・広葉樹とを問わず多くの樹種の師部に存在している細胞である。カラマツのスクレレイドは他の針葉樹のものと違い，その形態は師細胞の長さよりもかなり短く，両先端は尖鋭であり，ファイバ－スクレレイド（fiber sclereid）とも呼ばれている[1]。また，カラマツ樹皮のスクレレイドは「とげ」として，あるいは堆肥化されにくいもの[2]として，その存在はよく知られている。師細胞や師部柔細胞などが，それらが新生された成長期に分化・成熟するのに対して，スクレレイドは形成層から新生された成長期に師部柔細胞として分化するが，成熟せず，そのまま越冬し，翌春になって再分化を開始し，スクレレイドとして成熟する[3]。そのため，周囲の細胞が成熟してしまっている組織の中で，それのみが特異的に再分化を開始し，径の拡大，二次壁形成，木化を行う[1]。現在のところ，再分化以前のスクレレイドの識別はなされていない[4]。

スクレレイドに関して多くの研究がなされているが，カラマツ樹皮のスクレレイドと，形成層の成熟度合い（年齢）および木部の成熟度合いとの関連を検討し，その特徴を明らかにすることを目的とした。

2. 実験方法

⑴　供試木および試料の採取

東京農業大学奥多摩演習林内のカラマツ林内に生育する樹高約14.3 m，胸高直径約25 cmの29年生カラマツ1個体を供試木とした。このカラマツ林は南面傾斜およそ15度であった。

樹皮試料は地上高1.2 m（胸高部位），4.2，7.2，9.0 mの位置から1999年5～10月の各月下旬に，縦2 cm，横2 cm，形成層を含む厚さ7 mmの樹皮をのみを用いて採取した。試料はただちに3% グルタルアルデヒドで固定した。採取する際，樹幹を傷つけるので，採取跡の周辺に傷害組織が形成され正常な成長が乱されるため，各月の採取位置はなるべく離れたところから注意して選び，採取による傷跡には腐朽が入らないようにワセリンを塗布した。

さらに，同年11月25日に供試木を伐採し，Table 1に示す地上高の位置から厚さ10 cmの円板を採取した。これらの円板から樹皮試料，木部試料を得た。

⑵　観察および測定方法

a）　内樹皮横断面の観察

スクレレイドは形成された翌年に再分化（厚壁化および木化）を開始する[3-5]ので，本研究では伐採の前年に当たる1998年に形成された二次師部を中心にスクレレイドを観察した。

各試料をメタクリレート系樹脂（Kulzer社製テクノビット）で包埋し，滑走式ミクロトームを用いて約15 μmの横断面切片を得た。これらの切片でサフラニン-ファストグリ－ン二重染色，フロログルシン・塩酸反応を行い，光学顕微鏡にて写真撮影を行った。写真上で，1998年生二次師部の放射方向の幅，スクレレイドの分布密度，直径，壁厚，内腔径を測定した。スクレレイドの寸法は各試料30本ずつ測定し，平均値を算出した。また，スクレレイドの

---

* 東京農業大学大学院農学研究科林学専攻
** 東京農業大学地域環境科学部森林総合科学科

Table 1　Sample discs

Height (m)	Ring number	Diameter (cm)	Bark thickness (cm)
0.2	29	21.64	1.39
1.2	26	18.97	0.98
2.2	26	17.85	1.52
3.2	25	17.26	1.49
4.2	23	16.25	1.25
5.2	22	15.17	1.05
6.2	21	13.89	1.10
7.2	19	13.03	0.72
8.2	17	10.44	0.86
9.0	16	10.02	1.33
9.2	16	9.87	0.98
10.2	14	7.88	0.77
11.2	11	4.76	0.62
12.2	7	3.15	0.55
13.2	5	1.74	0.39
13.5	5	1.26	0.24
13.7	3	0.97	0.65
13.8	3	0.70	0.25
14.0	2	0.40	0.22
14.1	1	0.23	0.16

木化した細胞壁が二次師部内で占める面積割合を占有率とした。

b)　解離したスクレレイドの観察と寸法測定

氷酢酸と過酸化水素水（6%）との1：1の混合液に内樹皮試料の小片を浸し，60℃で48時間加温し，樹皮組織を解離した（Franklin法）[6]。シャーレに試料を移し替え，メチレンブルーで染色し，万能投影機でスクレレイドの形態観察を行った。デジタルノギスで各形成層年齢につき30本のスクレレイドの長さ，幅を測定し，それぞれの平均値を算出するとともに，スクレレイドの形状比（長さ÷幅）も算出した。

c)　年輪幅の測定

胸高部位円板の山側方向の年輪幅を測定した。

d)　晩材部仮道管の長さの測定

胸高部位円板の山側半径から各年輪の晩材部小片を切り出し，Franklin法[6]を用いて解離処理を行い，各年輪で仮道管50本の長さを測定した。それぞれの平均値を算出し，その値を各年輪での仮道管の長さとした。

e)　晩材部仮道管ミクロフィブリル傾角の測定

胸高部位円板の山側半径を数年輪ごとに割裂し，それぞれのブロックから厚さ約10～15 μm の放射断面切片を得た。これらの切片上でヨウ素の針状結晶を析出させ[7]，年輪界から髄側に10本目前後の晩材部仮道管放射細胞壁 S_2 層のミクロフィブリル傾角を各年輪30本ずつ測定し，平均値を算出した。その値を各年輪でのミクロフィブリル傾角とした。

3.　結果および考察

(1)　内樹皮横断面のスクレレイドの月変化

横断面においてスクレレイドの採取月別の特徴を観察した。試料の横断面の光学顕微鏡写真をPhoto 1（a：サフラニン-ファストグリーン二重染色，b：フロログルシン・塩酸反応）に示す。下方が形成層側，上方が外樹皮側である。師細胞（SC）や師部柔細胞（PP，細胞内容物を有する）が混在し，放射方向に師部放射組織（PR）が観察された。当年生（1999年生）二次師部と前年生（1998年生）二次師部との間には変形した細胞があり，樹皮における年輪界をなしている。この変形した細胞列によって各年に形成された二次師部が区別できる。当年生二次師部ではスクレレイドは観察できなかった。1998年生二次師部内では木化がはじまったスクレレイド（S，Photo1-aではサフラニンで赤色に染色され，Photo 1-bではフロログルシン・塩酸反応で紅色に呈色反応している細胞）が認められ，それらは他の細胞に比べて直径が大きかった。1997年生二次師部内には厚壁化が完了し，細胞内腔がほとんど埋め尽くされてしまったスクレレイド（TS）が認められた。

6月以降の試料では厚壁化および木化が進行しているスクレレイドが観察できたが，5月の試料では観察できなかった。

前年生（1998年生）二次師部の幅は6～11月にかけて減少していた（Fig. 1）。二次木部，二次師部が新たに形成されることによって，二次師部は放射方向の応力を受けて外方に押し出され，それと同時に周囲長の拡大に伴う接線方向の応力を受ける[8]ため，細胞が変形し，そのために配列も乱され，これらの積み重ねによって，前年生二次師部の幅が減少したと見なされる。

スクレレイドの分布密度は前年生二次師部の幅の減少により多少増加したが，あまり月ごとの変化はなく，地上高1.2 mでは4前後，4.2 mでは5前後，7.2 mでは12前後，9.0 mでは14前後であった（Fig. 2）。

スクレレイドの直径の月ごとの変化はあまり見られず，ほぼ一定であった（Fig. 3）。一方，壁厚は6～8月にかけて増加（約0.025 mm増加）し，その後ほぼ一定の値を示した（Fig. 3）。このために内腔径は急激に減少し，ほとんどなくなってしまった（Fig. 3）。スクレレイドの長さは6～11月にかけてあまり変化が見られなかった（Fig. 3）。

以上の結果から，スクレレイドの再分化（厚壁化および木化）は5月下旬から6月下旬の間に始まり，7月にかけて直径の拡大を完了し，8月にかけて細胞壁が肥厚し，9月にほぼ完了することがわかった。

(2)　形成層の加齢に伴うスクレレイドの形態の変化

各円板の年輪数を形成層年齢とし，解離したスクレレイドを形成層の成熟度合い（年齢）との関連で観察した。スクレレイドには大きく分けて3つの形態（Photo 2）があった。Ⅰ型：細長く紡錘形をしているもの，Ⅱ型：Ⅰ型とⅢ型の中間の形態をしているもの，Ⅲ型：多方向に分枝が出ており，長さが極端に短く0.5 mmに満たないもの。これら3つの形態のうち，繊維状であるⅠ型とⅡ型についてのみ，形状比を算出した。

形成層年齢が若いと，出現するスクレレイドの形態はⅢ型が多く，Ⅰ型が少なかった。一方，形成層年齢が増すと，Ⅰ型の占める割合が多くなっており，形成層年齢14年以降ではⅢ型が形成されていなかった（Fig. 4）。

スクレレイドの長さは形成層の年齢が増すにつれて長くなり，16年前後に約1.6 mmで一定になった（Fig. 4）。さ

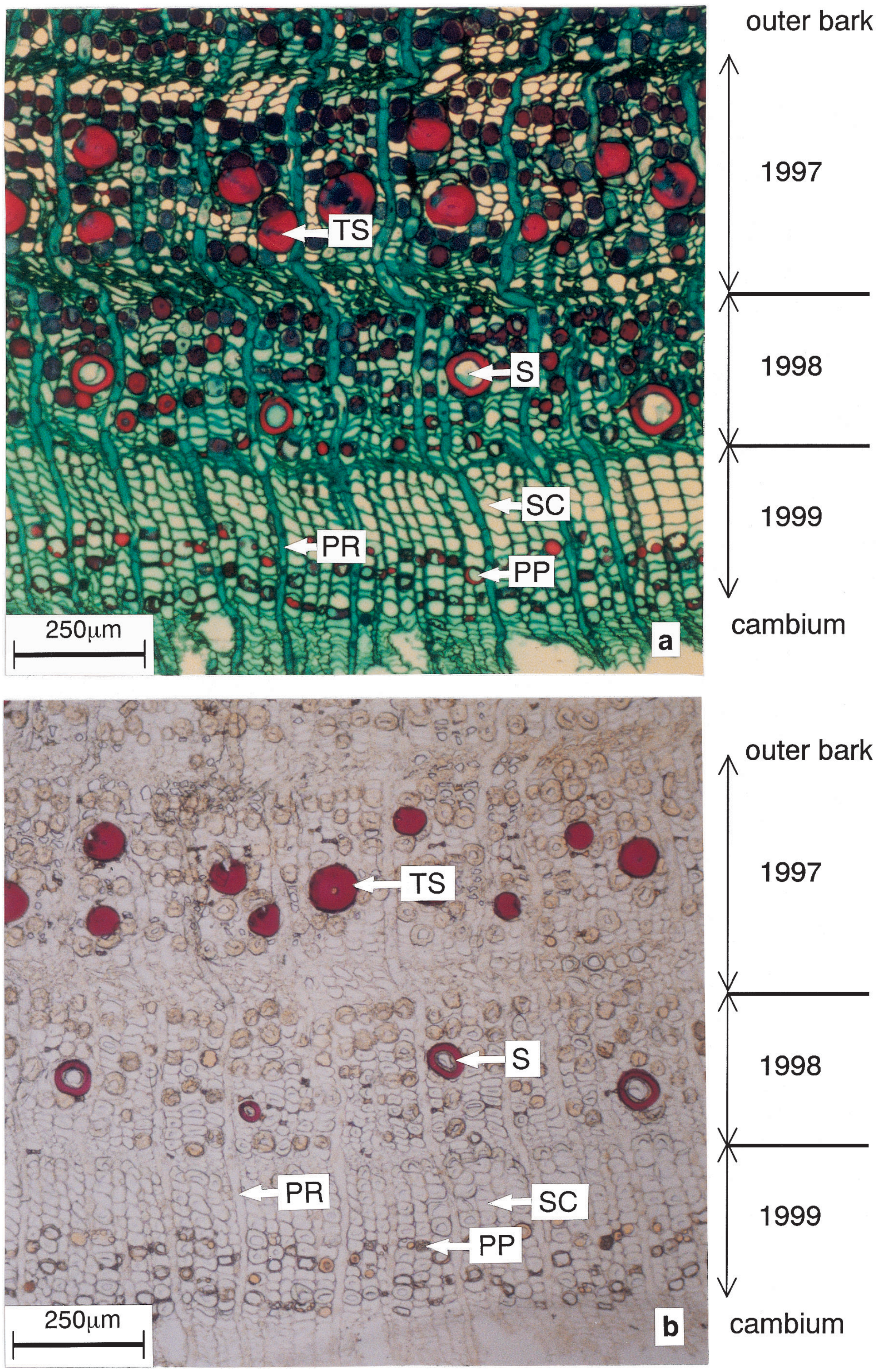

Photo. 1 Transverse sections of secondary phloem. **a**. saflanin-fast green double staining, **b**. reaction by phloroglucinol-HCl solution. **S** : sclereid cell wall thickening in progress, **TS** : thickened sclereid, **SC** : sieve cell, **PP** : phloem parenchyma cell, **PR** : phloem ray.

らに，スクレレイドの長さのばらつきを変動係数でみると，形成層の成熟度合いが高くなるにつれて値が小さくなり，約 20% で安定した。スクレレイドの長さとその変動係数の値が一定になった形成層年齢は 16 年前後であった。

スクレレイドの形状比は，形成層年齢が若いときは小さく，高くなるにつれて大きくなり，一定の値を示すようになった（Fig. 5）。

形成層が未成熟であると，それに由来するスクレレイドも未成熟であって長さが短い。また，形成層年齢が若い部分では，樹皮全体が薄く，やわらかい内樹皮が比較的多い

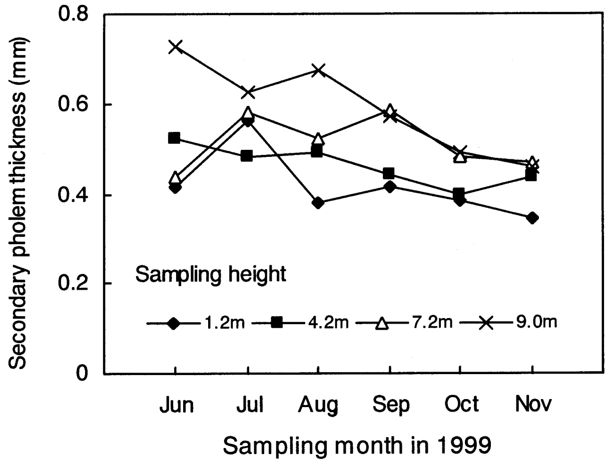

Fig. 1　Secondary phloem thickness in 1998

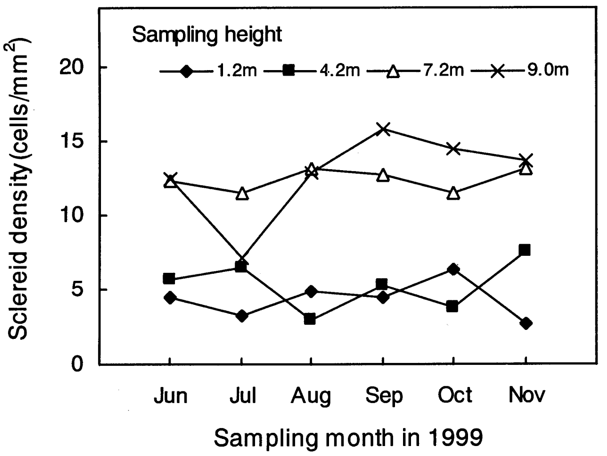

Fig. 2　Variation of sclereid density

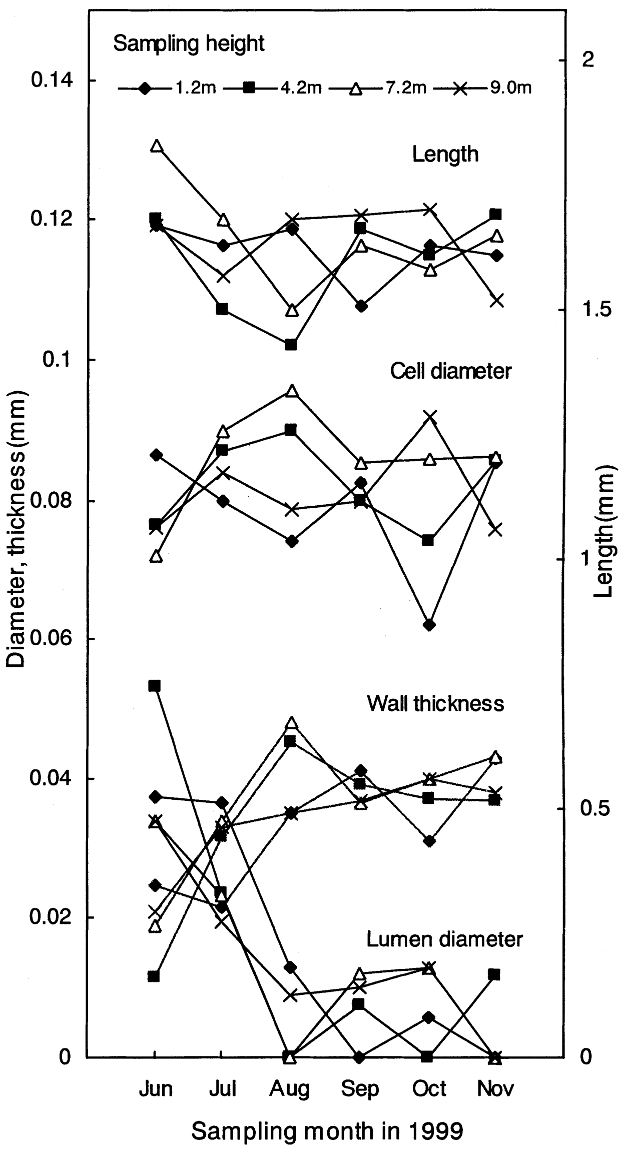

Fig. 3　Variations of length, diameter, wall thickness, and lumen diameter of sclereid

ので，スクレレイドの伸長成長が拘束されず，上下以外の方向にも伸長しやすく，その結果として，Ⅲ型のスクレレイドが多く形成されると考える。

形成層年齢が若い（地上高が高い）とスクレレイドの分布密度が高く（Fig. 2），占有率も高くなった（Fig. 6）。形成層が若い部分では堅い外樹皮が少なく，やわらかい内樹皮部分が多いため，樹皮を補強し，木部を保護するために，スクレレイドがより多く形成され，木化部分が多くなっていると考える。

(3)　仮道管の長さとミクロフィブリル傾角の変動

本報告は樹皮中のスクレレイドについてのものであるが，供試木の形成層年齢および成熟・未成熟を確認する場合には，一般に木部の仮道管などを用いて[9]評価しているので，本実験でも仮道管の長さとミクロフィブリル傾角を測定した。

仮道管の長さは髄からの年輪番号が増加するにつれて長くなり，15年前後を境にほぼ一定の値を示した（Fig. 7）。また，ミクロフィブリル傾角は，髄からの年輪番号が増加するにつれて小さくなり，20年前後で安定した（Fig. 8）。

(4)　スクレレイドの形態と仮道管との関連

スクレレイドの長さ（Fig. 4），形状比（Fig. 5），仮道管の長さ（Fig. 7），ミクロフィブリル傾角（Fig. 8）の変動は飽和曲線に近い変動傾向を示すことから，値がほぼ一定になる年輪数または形成層年齢を木部または二次師部の成熟齢とした。木部の成熟齢は仮道管の長さでは15年前後，ミクロフィブリル傾角では20年前後，二次師部の成熟齢はスクレレイドの出現割合，長さ，形状比から16年前後であり，木部と二次師部の成熟齢は近いと考える。

仮道管の長さは形成層始原細胞の長さを反映しており，またスクレレイドも形成層始原細胞に由来していることから，実寸法は異なるものの，両者の変動傾向は極めて類似していた。

4.　総　　括

東京農業大学奥多摩演習林内のカラマツ1個体を供試木

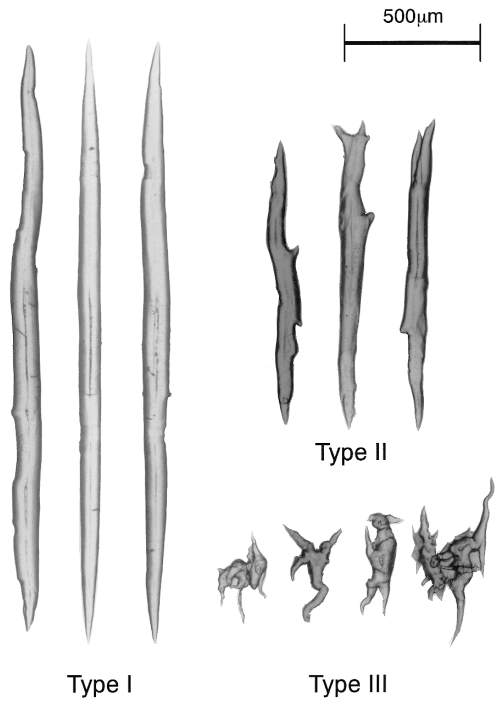

Photo. 2 Sclereid types

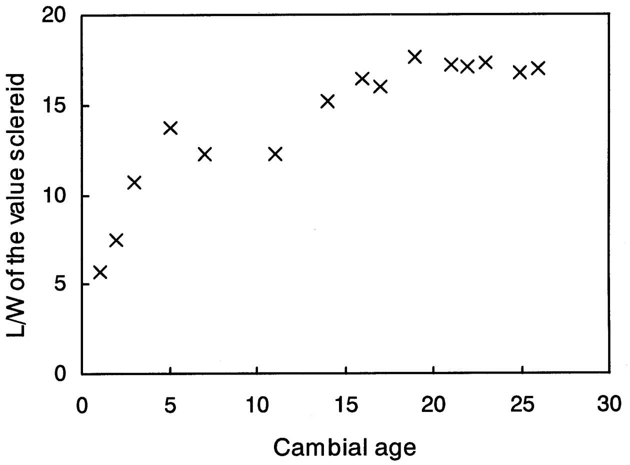

Fig. 5 Variations of the value of length against width of sclereid type I and II

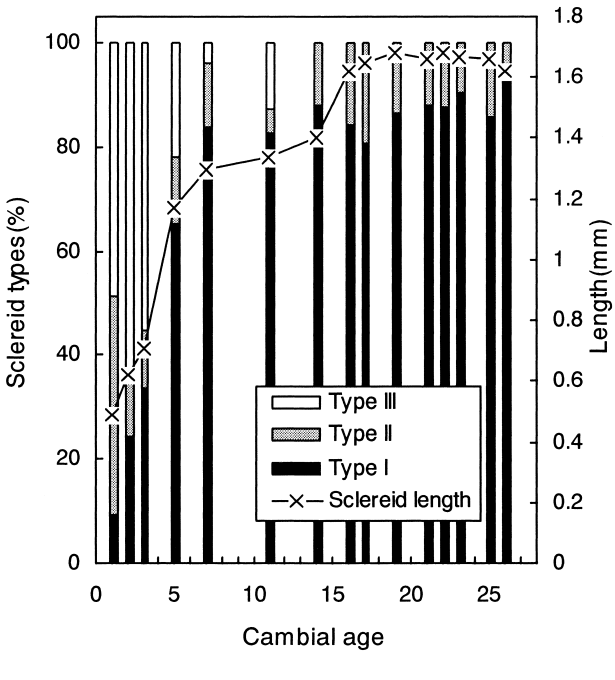

Fig. 4 Variations of sclereid types and sclereid length according to cambial age

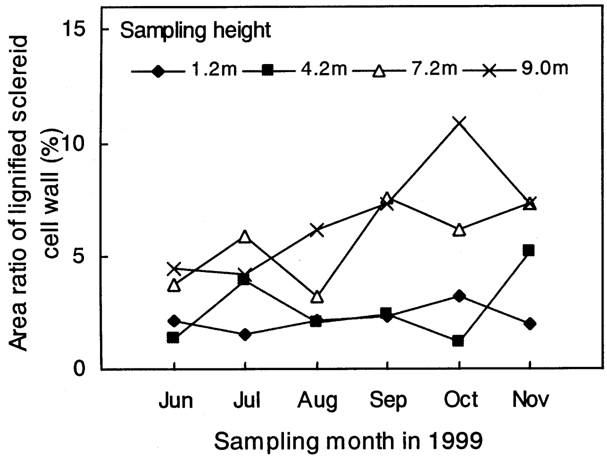

Fig. 6 Area ratio of lignified sclereid cell wall in secondary phloem

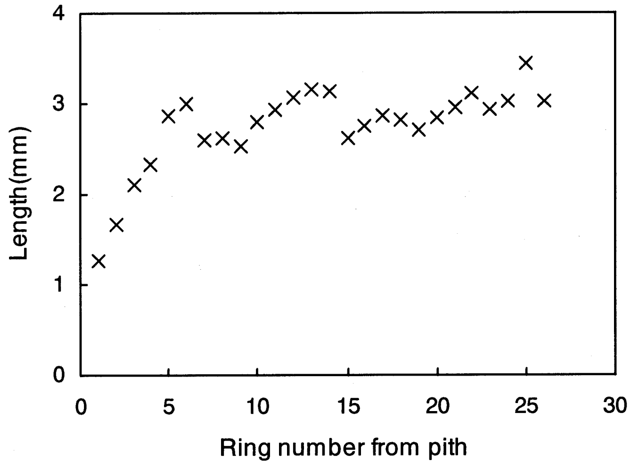

Fig. 7 Tracheid length variation

とし，5～11 月に地上高 1.2，4.2，7.2，9.0 m の位置から樹皮試料を採取し，内樹皮横断面でスクレレイドの月ごとの変化を観察した。さらに，11 月にこの供試木を伐採して得た円板から樹皮および木部試料を得て，スクレレイドの観察および寸法測定，仮道管の寸法測定を行った。その結果，以下のようなことがわかった。

1）伐採前年の二次師部の幅は 5～11 月にかけて当年生二次師部の成長に伴い狭くなっていた。

2）スクレレイドの直径，長さには 1 年間にわたって月ごとの変化はあまりみられなかった。

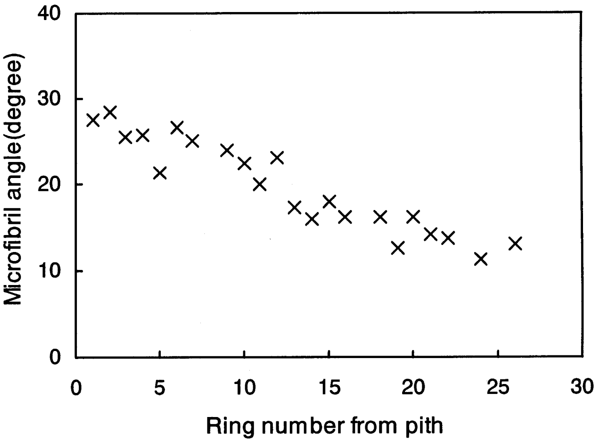

Fig. 8　Tracheid microfibril angle variation

3）スクレレイドの壁厚，内腔径，占有率には月ごとに変化があり，壁の肥厚は8月までの間に進んでいることを表していた。

4）スクレレイドには大きく分けて3つの形態があることがわかった。

5）形成層が若いとスクレレイドの長さは短く，その長さにばらつきが大きく，出現した形態では多分枝した形態の占める割合が高かった。一方，形成層年齢が高くなるとスクレレイドは長く，そのばらつきも少なく，紡錘形の占める割合が高くなった。

6）スクレレイドの長さや形状比の変動傾向は，仮道管の長さのそれに極めて類似していた。

謝辞：本研究の試料採取にあたり，奥多摩演習林職員および技術練習生に多大なご協力をいただき，深謝いたします。

参考文献

1）南光浩毅，1982．“樹皮の構造─特に厚壁細胞について─”．木材工業，37，3-8.
2）伊藤昌明ほか，1978．日本木材学会北海道支部講演集，10，61-64.
3）今川一志・深沢和三，1984．“カラマツ2次師部のファイバ－スクレレイドの分化・成熟過程”．木材組織の分化・成熟とその構造に関する研究（課題番号56440012，研究代表者 石田茂雄），昭和56・57・58年度科学研究費補助金（一般研究A）研究成果報告書，59-63.
4）今川一志・深沢和三，1985．“カラマツ師部の厚壁細胞の木化（予報）”．第30回リグニン討論会講演要旨集，5-8.
5）今川一志，1981．“カラマツ（*Larix leptolepis*）の2次師部の季節的な発達経過に関する研究”．北海道大学農学部演習林研究報告 38(1)，31-44.
6）日本木材学会編，1990．“増補改訂 木材科学実験書Ⅰ．物理・工学編”．中外産業調査会，59.
7）北原覚一，1978．“木材理学及加工実験書”．産業図書，77-78.
8）佐藤大七郎・堤利夫編，1978．“樹木─形態と機能─”．文永堂，105-106.
9）原田　浩ほか，1985．“木材の構造”．文永堂，168-172.

Differentiation and Maturation of Sclereid in the Bark of Japanese Larch

By

Teiko KOJIMA*, Hiroya OHBAYASHI** and Takayoshi SHIOKURA**

(Received February 28, 2001/Accepted June 14, 2001)

Summary : Anatomical characteristics of sclereid in the bark of Japanese larch (*Larix kaempferi* (Lamb.) CARRIÈRE) were investigated focusing on sclereid development within a growth season. The bark samples were collected at 1.2, 4.2, 7.2, and 9.0 m high in the university forest of Tokyo University of Agriculture, Okutama, Tokyo, Japan, and were embedded with methaclylate resin. Transverse sections of the inner barks were cut and observed under the optical microscope with saflanin-fast green double staining and also the reaction with phloroglucinol-HCl solution. Several indicators of sclereid characteristics such as cell wall thickness, cell diameter, lumen diameter, sclereid density, and area ratio of lignified sclereid cell wall were measured on the transverse sections. Tracheid length and tracheid microfibril angles in radial wall of late-wood tracheid were measured. The relationship between sclereid and tracheid maturation age were discussed. The results were as follows : (1) Sclereids firstly expanded their diameter and then started cell wall deposition, during late May to late June, and the cell wall deposition was completed in September. (2) The form of sclereids was categorized into three types. Type I was observed in the phloem of mature stage ; type III was observed in the phloem of juvenile stage ; type II that was an intermediate of types I and III was observed in all stages. (3) Sclereid length variation was fairly similar to tracheid length variation.

Key Words : *Larix kaempferi*, sclereid, tracheid, secondary phloem, optical microscopy

* Department of Forest Science, Graduate School of Agriculture, Tokyo University of Agriculture
** Department of Forest Science, Faculty of Regional Environmental Science, Tokyo University of Agriculture