

# カバノキ属樹木における外樹皮の構造と形成

(北大院農) ○ 渋井宏美、佐野雄三

## 1. 諸言

外樹皮とは、樹皮において最も新しい周皮から外側の部分を指す。周皮とは内樹皮外部で二次的に分化したコルク形成層によって形成される組織であり、コルク形成層、その内側に形成されるコルク皮層、その外側に形成されるコルク組織の三つの組織から構成される。コルク組織は、スベリン化した細胞壁を持ち、外部からの病原菌の侵入や乾燥を防いでいる。カバノキ属の外樹皮は、平滑で線形皮目が見られ、水平方向に薄く剥がれる(Fig. 1)。このような外樹皮を形成する樹種のコルク組織は多層構造をもち、その構成細胞は接線方向に細長い形をしている<sup>1,2)</sup>。コルク組織の層状構造はコルク形成層の季節的な活動により形成されると言われるが、その正確な周期は調べられていない<sup>3)</sup>。そこで、本研究では道産のカバノキ属樹種を用いて外樹皮の構造および形成について調査した。



Fig. 1 ウダイカンバ樹皮の外観.

## 2. 研究方法

### 2. 1 供試木

ウダイカンバ(*Betula maximowicziana*)、シラカンバ(*B. platyphylla* var. *japonica*)の幹と枝の樹皮を用いた。両樹種とも幹の樹皮は北海道大学苫小牧研究林、枝は北海道大学札幌研究林実験苗畑にて採取した。ウダイカンバ幹の樹皮は2012年10月、シラカンバ幹の樹皮は2013年6月、両樹種の枝は2013年10月に採取したものを用いた。枝は、1～5年生枝までを採取した。

### 2. 2 実験方法

試料を1辺1 cm程度の立方形のブロックにし、3%グルタルアルデヒドで固定した。水洗後、トリミングを行い、エタノールシリーズで脱水した。ただし、2012年に採取したウダイカンバ幹の試料は固定を行わずに脱水を行った。脱水後、エポキシ樹脂(Epon812)で包埋し、滑走式マイクロームを用いて横断面、放射断面、接線断面の切片を作製し、サフラニンで染色した。永久プレパラートを作製し、光学顕微鏡及び偏光顕微鏡で細胞の形態や配列を観察し、細胞の寸法も測定した。

## 3. 結果

### 3. 1 細胞の構成と配列

#### ウダイカンバ

コルク組織に周期的な層状の構造が認められた(Fig. 2)。偏光下で複屈折を示す細胞壁を持つ細胞が4～10層配列する部分と、複屈折を示さない細胞壁を持つ細胞が1～2層配列する部分が交互に現れ(Fig. 3 矢尻, アステリスク)、コルク組織の中～外層では後者の部分が随所で剥離を起こしていた(Fig. 2, 4 矢印)。コルク

ク皮層の幅はコルク組織に比べると極端に狭かった(Fig. 2, 4 CCo)。平滑部のコルク細胞は接線方向に細長く、横断面で線形 (Fig. 2)、放射断面で楕円形ないし長方形(Fig. 4)、接線断面では細胞によって接線方向に長い多角形、紡錘形を呈した(Fig. 5)。またこれらの細胞は横断面および放射断面では整然とした放射列を成しているのを確認でき、接線断面では、各細胞の末端が不整になっており、樹軸方向には整然と配列していないことが確認できた(Fig. 2, 4, 5)。偏光下で細胞壁が複屈折を示さない細胞はコルク組織の内層では内容物を豊富に含んでおり、古くなると細胞が崩壊していた(Fig. 2, 4 矢尻, 矢印)。平滑部では、複屈折が見られないコルク組織細胞の方が複屈折を示す細胞よりも放射径が大きかった(Table 1)。

皮目では、コルク細胞の断面形はほぼ円形、あるいは多角形で、細胞間隙が見られた。偏光下で複屈折を示す層も同様にして見られた。複屈折を示さない細胞の層では、破壊されている細胞が多く見られた。皮目、平滑部ともにコルク皮層の細胞は、偏光下で弱い複屈折を示し(Fig. 3 CCo)、コルク組織の細胞と接線方向の長さはほぼ同じであったが、放射径はコルク組織の細胞よりも大きかった(Table 2)。

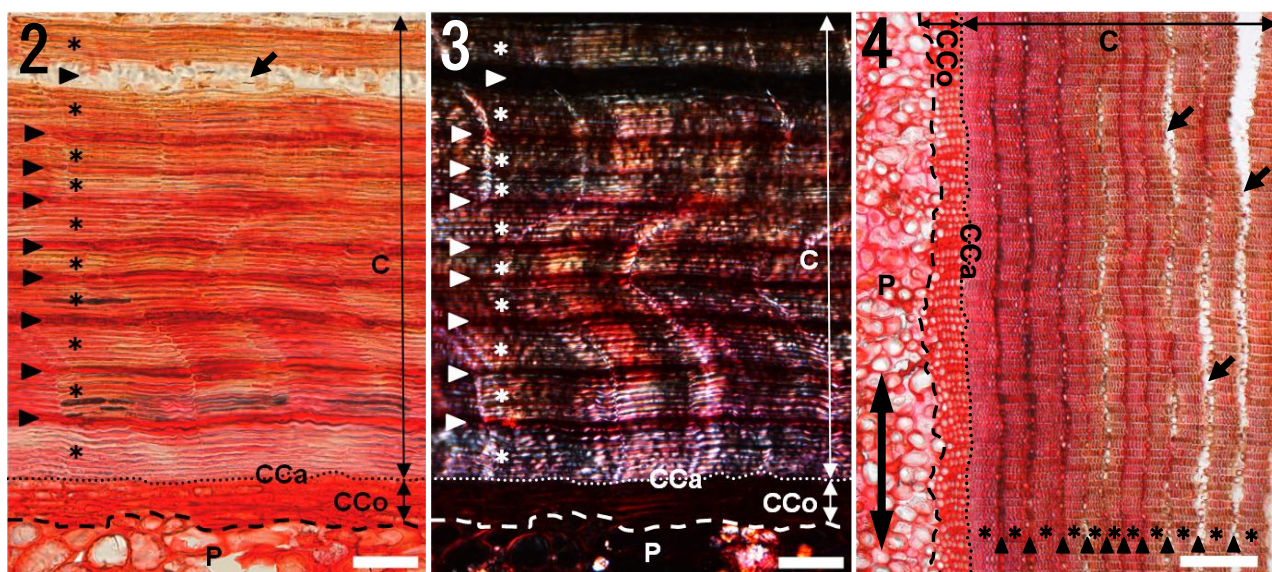


Fig. 2, 3 ウダイカンバ横断面. 2, 3は同一視野のそれぞれ可視光透過像と偏光像. Bar=50  $\mu$ m.

Fig. 4 ウダイカンバ放射断面. Bar=100  $\mu$ m.

Fig. 5 ウダイカンバのコルク組織の接線断面. Bar=100  $\mu$ m.

C : コルク組織、CCa : コルク形成層 (点線)、CCo : コルク皮層

P : 二次師部、破線 : 二次師部とコルク皮層の境界

太い両矢印 : 樹軸方向、矢印 : 崩壊した細胞

アステリスク(\*) : 細胞壁が複屈折を示す細胞層

矢尻 : 細胞壁が複屈折を示さない細胞層

### シラカンバ

外樹皮の構造や細胞の配列等はウダイカンバと似ている点が多かった。以下にウダイカンバとは異なる特徴を述べる。偏光下で複屈折を示す細胞壁を持つ細胞が4~15層配列する部分と、複屈折を示さない細胞壁を持つ細胞が2~5層配列する部分が交互に現れていた。偏光下で複屈折を示さない細胞にはコルク組織の内層でも内容物が認められなかった(Fig. 6a)。平滑部のコルク細胞の接線方向の長さは、ウダイカンバよりも短か

った(Table 1)。これらの細胞は横断面および放射断面では整然とした放射列を成し、接線断面では接線方向へ配向する傾向も見られた (Fig. 7 C)が、全体的にはウダイカンバよりも配列が乱れている傾向にあった。また、コルク組織外層の古いコルク細胞は、内層の新しいコルク細胞と比較して放射径は小さいが長さ(接線方向幅)が長く、細長くつぶれたような形状をしており、内腔も放射方向に狭くなっていた。皮目のコルク細胞は断面形がほぼ円形、あるいは多角形(Fig. 7 LC)で、複屈折を示す層と示さない層が見られた。皮目において複屈折を示さない層は細胞が破壊されていて、層の幅も皮目でない部分よりも広がった(Fig. 6b)。このため、皮目の部分では内側に膨らんでいた(Fig. 6a)。コルク皮層の細胞は、コルク組織の細胞と比べ、接線方向の長さはほぼ同じであった。内樹皮との境界付近で部分的に厚壁化しているコルク皮層細胞も見られ、内樹皮で頻出するスクレレイドと似ていた。皮目部分のコルク皮層は平滑部よりも厚かった (Fig. 6a)。

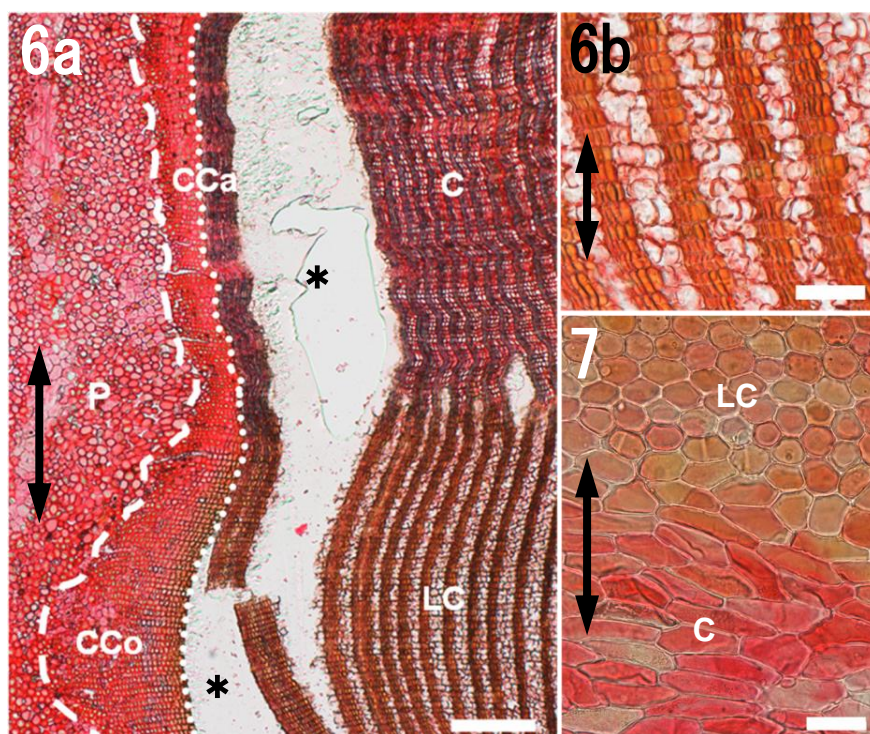


Fig. 6a, b シラカンバ放射断面.  
b, 皮目のコルク組織の拡大.  
Bars = 200  $\mu$ m(a), 50  $\mu$ m(b).

Fig. 7 シラカンバのコルク組織の接線断面. Bar= 30  $\mu$ m.

C : 平滑部のコルク組織  
LC : 皮目のコルク組織  
CCa : コルク形成層 (点線)  
CCo : コルク皮層  
P : 二次師部  
破線 : 二次師部とコルク皮層の境界  
両矢印 : 樹軸方向  
アスタリスク (\*) : 試料作製時に生じた空隙

Table 1 平滑部のコルク組織内層の細胞サイズ (平均 $\pm$ SD, n=25)

方向	ウダイカンバ ( $\mu$ m)		シラカンバ ( $\mu$ m)	
	a	b	a	b
長さ (接線方向)	74.8 $\pm$ 28.27	73.8 $\pm$ 22.00	30.0 $\pm$ 12.08	29.5 $\pm$ 12.16
放射径	3.5 $\pm$ 1.20	5.6 $\pm$ 1.72	3.8 $\pm$ 1.65	11.6 $\pm$ 3.55
軸方向径	11.1 $\pm$ 3.37	9.9 $\pm$ 2.67	13.2 $\pm$ 4.46	14.9 $\pm$ 4.54

a : 複屈折を示す細胞、b : 複屈折を示さない細胞

Table 2 コルク皮層細胞の放射径 (平均 $\pm$ SD, n=25)

	ウダイカンバ ( $\mu$ m)	シラカンバ ( $\mu$ m)
放射径	6.3 $\pm$ 1.34	11.2 $\pm$ 3.14

### 3. 2 形成

1～5年生枝の周皮を比較し、コルク組織における周期的な構造が、一年周期で構成されるかどうかを述べる。現在検討中である。

### 4. 考察

シラカンバとウダイカンバのコルク組織では、平滑部においては接線方向に長いコルク細胞で構成されるのに対して、皮目においては断面形が円形あるいは多角形の細胞で構成され、細胞間隙が存在することがわかった。この特徴は、北米に分布する *Betula alleghaniensis* (Yellow Birch) と *B. papyrifera* (Paper Birch) の特徴とほぼ一致した<sup>1)</sup>。コルク組織では、皮目・平滑部ともに複屈折を示さない一次壁のみから成ると見なされる細胞が層状にほぼ等間隔で存在し、この細胞層が強度的に弱く壊れやすくなっているため、この部分で剥離しやすくなっていると考えられる。カバノキ属のような平滑な外樹皮を形成する樹種のコルク形成層は、新しい周皮を何回も形成する鱗片状の樹皮を形成する樹種とは異なり寿命が長く、個体の寿命とほぼ同じであると言われている<sup>2)</sup>。そのため、薄く剥がれやすい層を数多く形成することで、樹皮が一度に深く剥がれてコルク形成層や師部にダメージが及ぶのを防ぐようになっていると考えられる。

また、ウダイカンバ、シラカンバともに平滑部のコルク組織細胞は整然とした放射列を成していたが、樹軸方向には不整に配列していた。このような配列によって、樹軸方向に直線的に裂けにくくなっているものと考えられる。カバノキ属のコルク形成層は一般に再生しないため、コルク形成層の寿命が短く次々と新しく周皮を形成する樹種のように古い外樹皮を剥落させると、外樹皮の保護機能の低下を招くリスクが高まる。そうなるのを防ぐため、カバノキ属のコルク組織は比較的長い期間外樹皮として幹の外層に留まる必要がある。幹の外層では肥大成長により外側に移行するほど組織が接線方向に引き伸ばされる。カバノキ属のコルク組織は、この引き伸ばしによって容易に裂けるのを防ぐために適した構造を持ち、露出や剥離からコルク形成層および二次師部を守っていると考えられる。

コルク皮層は、コルク組織に比べて幅が極端に狭く、コルク形成層の内側への分裂は盛んではないことは明らかである。また、シラカンバにおいて厚壁化したコルク皮層細胞が見られた。コルク皮層細胞は柔細胞であり<sup>3)</sup>、この細胞は内樹皮のスクレレイドのように二次的に分化して厚壁化したと思われる。このことから、コルク皮層細胞は二次的に分化する能力を持つ内樹皮の柔細胞と似た性質を持つと考えられる。

### 引用文献

- 1) Chang, Y. P. : "Anatomy of Common North American Pulpwood Barks", Tappi Monograph Series 14, Technical Association of the Pulp and Paper Industry, N. Y., 1954, pp. 110-127.
- 2) Evert, R.F. : "Esau's Plant Anatomy: Meristems, Cells, and Tissues of the Plant Body: Their structure, Function, and Development. 3rd ed.", John Wiley & Sons, Inc., Hoboken, 2006, pp. 427-445.
- 3) 吉永新 : "木質の構造", 日本木材学会編, 文永堂出版, 東京, 2011, pp. 249-261.