

緒 言¹⁾²⁾

木材は、その利用上の長所である引張り、圧縮、曲げなどの諸強度の比強度値が大きいこと、熱、電気の伝導性が小さいこと等、また短所となつている吸湿性とそれに伴う変形性、材質の異方性等の種々の特性をもっているが、これらの諸特性は木材を構成する組成物質および木材の構造に起因するものである。なかんずく木材を構成する種々の細胞の主体をなす細胞膜の構造によつて大きな影響をうけるものと考えられる。しかも現在では、これらの諸特性はその構成要素の化学的組成よりも、むしろ物理的（幾何学的）排位によつて左右されるところが大きいということが明らかにされるに至つている。それゆえに一見はなほだ迂遠と思われる木材の細胞膜の微細構造に関する研究が、実は木材の利用上に不可欠の基礎となるものであるということを強調せねばならぬ。

以上の理由によつて、従来から他の天然繊維の微細構造の研究と平行して、木材の細胞膜の構造に関して多くの研究が行われてきた。そして、それらはまず光学顕微鏡によつてはじめられ、つづいて偏光顕微鏡、限外顕微鏡等の研究手段が用いられたのであるが、光学顕微鏡はその機械的な性能（分解能）上の制約のために細胞膜の微細構造を直接には解明できなかつた。そしてさらに、X線廻折法まで採用されるにいたつたが、X線廻折によつて知りうる要素の大きさは小さすぎ、これによつて、たとえば分子の構造を知ることはできたが、その形状や排列については平均値を与えられるにすぎなかつた。ここに光学顕微鏡とX線廻折とのいずれによつても直接に観察の及ぶがたい領域が存在することとなつた。そして、この領域にこそ木材の諸特性を支配する細胞膜の構造的特質が存在すると考えられた。ところがここに電子顕微鏡という新しい研究手段が出現し、このような未知の領域を埋めしかもこれらの領域の微細構造を直接に“可視化”して明らかにする可能性が与えられた。

電子顕微鏡が出現するや、いちはやくこの手段を木材の細胞膜構造の研究に応用したのは小林と近士³⁾であるが、この研究はくさび状あるいは平行切片を試料としてはじめて $m\mu$ の世界に到達したものであつた。ところがこのときには細胞膜の構造単位を明確に識別するにはいたらなかつた。その原因は電子顕微鏡自身の分解能に帰せられるものではなく、プレパレートすなわち試料作製に問題があつたといえる。特に木材は他の天然、人造繊維と同様に、電子顕微鏡で観察するには厄介な性質をもっている。それは、まず第1には普通1個の細胞（または細胞膜）そのものは電子線を透過しない太さ（または厚さ）であり、第2には電子顕微鏡で物を観察する際の試料の厚さは厚くとも 0.2μ をこえてはいけないのであるが、木材の細胞膜ではこのような薄い切片——いわゆる超薄切片——を作製することは困難である。第3には光学顕微鏡のように物質の染めわけが有効でない、なんとなれば電子線の透過度の差による濃淡は密度、厚さによつても起るからである。以上を要するに木材の細胞膜のような有機物質の微細な構造は、ただでさえコントラストが乏しい上に、重畳して存在するときは電子線の散乱回数が増すために迷行が著しくなり、ついには検出できなくなってしまうということである。しかしながら、このような試料作製に対するやつかいな問題を克服するための希望は、シャドウィング (shadowing) 法の考案によつてかなえられた。シャドウィング法はコントラスト強調法をかねた直接表面観察法であるが、一方間接的表面観察法であるレプリカ (replica, 転写) 法や、解体 (disintegration) または解繊 (defibrillation) の技術も進歩した。このように、これら電子顕微鏡の研究に固有の試料の作製法が確立されるにおよんで、写真の鮮

鋭さは急に高まりきわめて説得的なものとなるとともに、計測的な研究手段としても大いに利用されるにいたつた。かくして国内では小林ら⁴⁾、国外では FREY-WYSSLING ら⁵⁾ によつて、電子顕微鏡による木材の細胞膜構造の研究が再開された。このような状勢下にあつて、筆者らもまた、昭和 26 年 9 月以来当場木材部木材材料組織研究室において、「木材の微細構造に関する研究——特に木材の細胞膜構造の電子顕微鏡的研究」を担当し今日にいたっている。

本研究の目的とするところは、電子顕微鏡的な観察によつて木材の細胞膜の微細構造的な特質を明らかにし、木材の利用上の基礎的な知見たらしめることにある。

この報告は、すでに昭和 27 年 10 月から同 31 年 6 月までの間に、当場研究報告、日本林学会誌、木材工業および木材学会誌上に報告した論文と、日本木材学会および日本電子顕微鏡学会の大会講演会において発表し未印刷のものおよび一部未発表の成績のうち、次の 3 つの問題に関する研究成果をとりまとめたものである。

I. 針葉樹材の細胞膜の膜層の構造

II. 針葉樹材仮導管のイボ状構造

III. 針葉樹・広葉樹両材の孔紋膜の構造

本研究においては、原田は研究計画の立案、電子顕微鏡による観察ならびに写真撮影および研究結果のとりまとめを、宮崎は主として電子顕微鏡ならびに付属装置の調整および電子顕微鏡写真の作製を、若島は主として検鏡用試料の作製および電子顕微鏡写真の整理を、それぞれ担当した。

本研究の遂行にあつて、前場長大政正隆、場長斎藤美鷲、木材部長小倉武夫、木材材料科長上村武、前組織研究室長井阪三郎の諸氏は、本研究を遂行する上に必要な研究の自由を与えられ、かつ研究の進展に応じて随時適切な予算的措置を講ぜられた。組織研究室長小林弥一氏をはじめ木材材料科員諸氏はその月例研究会において本研究の結果について適切な批判検討を加えられた。組織研究室小林弥一、須藤彰司および須川豊仲、物理研究室大沼加茂也、梅原誠および斎藤寿義、強度研究室沢田稔、山井良三郎および近藤孝一、材質第二研究室加納孟、製材研究室飯塚美代子、接着研究室堀岡邦典および野口美保子、防腐研究室雨宮昭二、林産化学部米沢保正、村田藤橋、宮崎鑑吾、鈴木岩雄および堀池清、造林部草下正夫、山路木曾男、保護部寺下隆喜代、土壌調査部植村誠次、浅川実験林小山芳太郎の諸氏は実験材料の提供ならびに諸処理に関して援助を与えられた。また造林部草下正夫氏は樹種の学名の記載について教示を与えられた。東京大学教授（木材部加工科長）平井信二氏は研究の全般にわたつてたえず有益かつ的確な助言を与えられた。京都大学化学研究所助教授小林恵之助、内海暢生両氏からは木材の電子顕微鏡的研究への手ほどきをうけて以来指導を賜わつたが、特に小林恵之助氏は本報告のとりまとめ上多くの教示を与えられるとともに同氏著論文からの大幅な引用を快く許可された。京都大学教授梶田茂、四手井綱英両氏をはじめ同大学教授貴島恒夫、満久崇麿、杉原彦一の諸氏は本研究の実施上必要な助言と激励とを与えられた。慶応義塾大学電子顕微鏡研究室渡辺顕、串田弘、高橋晟、岩田博の諸氏や東京大学工学部総合試験所深見章氏は、電子顕微鏡用試料の作製技術について指導と援助とを与えられた。千葉大学（前西京大学）助教授小原二郎氏および東京大学農学部細井駿雄、島地謙両氏は、試料作製上便宜を与えられた。以上の方々に対して、謹みて深甚な謝意を表する。

第 1 章

針葉樹材の細胞膜の膜層の構造に関する研究

第 1 節 概 説

細胞膜は木材構成の主体をなすものであるから、その微細構造は木材の諸性質を支配する決定的な因子となつてゐることはいうまでもない。木材のうち、針葉樹材はその 90～97% を細長い仮導管が占めており、その他 2～10% を占める短冊状の射出線細胞および少量の木柔組織、樹脂溝などからなつてゐるが、その 90% 以上を占める仮導管は、樹幹の長軸に平行に排列しており、これを木口面でみるとほぼ矩形をなしてゐて、1 年輪内においては春材から秋材にいたるまで柃目方向にも板目方向にも比較的規則正しく排列しており、わずかに射出線細胞が仮導管に直交して柃目方向に排列存在しているにすぎない。このように針葉樹材は広葉樹材に比較して構成細胞の種類が少なく、またその排列の状態も簡単であることは周知のことである。このような比較的簡單均一な細胞構成をもつてゐる針葉樹材は、細胞膜の微細構造の研究の場合においても、広葉樹材のような複雑な細胞構成をもつものの基礎として好適な対象と考えられるから、まず針葉樹材を構成する主要な細胞についてその細胞膜の膜層の構造を明らかにする必要がある。

針葉樹材の細胞膜の構造に関する研究には大別して次の 2 つの問題があげられる。その 1 は細胞膜を構成する構造単位（ここでは結晶領域を形成していると考えられるミセル (micell) またはマイクロフィブリル (microfibril)）の性質を明らかにすることであり、その 2 はこれらの構造単位が細胞膜の各膜層中においてその細胞の形態学的な軸方向に対してどのような排列状態をとつてゐるかということである。

本章においては第 2 の問題すなわち細胞膜の構造単位が細胞膜の各膜層中における幾何学的排列状態を電子顕微鏡的に研究することを目的とするのであるが、そのためにはまず第 1 の問題である構造単位の性質について、特にこれらの構造単位が電子顕微鏡的な観察によつてどのような形状としてとらえられ認識されるかということにふれておかねばならぬ。構造単位の性質については筆者らの研究の対象外であるが、他の研究者たちによつて多くの研究がなされている。それゆゑに、まず木材を含めた一般天然繊維の細胞膜を構成する構造単位の性質について、それらの研究者たちの研究結果の概要を記述する。

構造単位の性質

セルロースは葡萄糖が 1,4-β-グルコシッド結合によつて鎖状に結合した糸状分子であるが、その水酸基の有する強いファン・デル・ワールス (Van der Waals) 力により規則正しい分子排列すなわちミセル構造を形成することはよく知られてゐる。すなわち、NÄGELI⁶⁾ の偏光顕微鏡の研究にはじまり、MEYER⁷⁾ は X 線的研究を基礎として繊維素中には繊維方向に 600～1,000 Å、繊維の直角方向に 60～80 Å の棒状粒子が存在し、このようなミセルが集積して繊維を構成するという孤立ミセル説を経て、STAUDINGER⁸⁾ によりセルロース分子の長さはミセルの長さよりはるかに長くセルロース分子はいくつかのミセルを貫通しミセルとミセルの間ではセルロース分子の排列の乱れた非結晶部分を形成するとする連続ミセル説にいたつてゐる。MARK⁹⁾ によると、セルロースの構造は前に考えていたような明瞭な境界をもつミセル (結晶領域) はもはや存在しない。セルロース分子は長いので、いくつかの分子排列の良い部分すなわちミセルを貫通し、その中間にある分子排列の乱れた部分すなわち非結晶部分をも貫通する。分子の末端

は非結晶領域で終ることもあれば結晶領域で終ることもあるが、分子長が長くなるにしたがい多数の結晶領域を貫通することとなる。以上が電子顕微鏡の研究以前の天然繊維のミセル構造に関する概念である。

ところが緒言においてもふれたように、電子顕微鏡の発達に伴つて、木材を含めた天然繊維の微細構造に関する電子顕微鏡の研究は、試料の作製法として MAHL¹⁰⁾ にはじまる磨り潰し法の他に、超音波による分散法が戦後ヨーロッパの研究者たち^{11), 12), 13)} によつて紹介され、さらに HOCK¹⁴⁾ によつて金属蒸着によるシャドウィング法がはじめてこの分野の研究に応用された。これらの結果、観察は急に精密となり、従来X線的に推定されていたセルローズの微結晶すなわちミセルの幅に相当する細かいものまで明確に検出されるのみでなく、その大きさについても論議しううようになった。

さて、HOCK¹⁴⁾ をはじめ PRESTON¹⁵⁾, FREY-WYSSLING^{16), 17), 18)} や HODGE と WARDROP^{19), 20)}, さらに RÅNBY と RIBI²¹⁾ によつてはなほ重要な成果が発表された。それは、すなわち「天然繊維を強く解体するとほぼ同じ均質な太さのフィブリルに分かれるが、これは裂開産物でなく、その太さで繊維中に存在している要素的な構造単位である」ということが実証されたのである。HOCK¹⁴⁾ は天然繊維を水中で強く解砕して得られたフィブリルがほぼ均質な太さを有していることを示し、しかもこれらのフィブリルは単なる裂開産物ではなく、すでにもとの繊維の第2次膜中に同様な太さの構造として平行排列していることを明らかにした。彼の計測によると、この微細なフィブリルの幅はラミーで 370 Å, 綿で 150 Å, 木材バルブで 90 Å となつている。また MÜHLETHALER²²⁾ は、植物——特に木材——の細胞膜は幅約 250 Å のフィブリルからなつていることを観察した。FREY-WYSSLING¹⁸⁾ は、これらの数値が、彼の提出していた模型におけるマイクロフィブリルのそれとほぼ一致するところからミセルストリング (micell string) が 10 本くらい束になつた構造単位であると見なした。ミセルストリングとは長い分子によつてつらぬかれた結晶領域の連なつたものをさしており、その長さは数 μ 以上にも達するものである。

これらに対し、RÅNBY と RIBI²¹⁾ はもつぱら超音波を用いて繊維を解体し、いわゆるマイクロフィブリルに相当する幅 50~100 Å の要素的構造に分れることを見い出した。かれらはこれを基本フィブリル (elemental fibril) と呼び、木材については 73~80 Å, 綿については 87~90 Å という平均値を与えている。また HODGE と WARDROP^{19), 20)} は針葉樹材の仮導管の細胞膜を waring blender (ミキサー) で解体し、50~100 Å のマイクロフィブリルからなることを明らかにしている。FREY-WYSSLING はその後、ミセルストリングが 10 本集まつてマイクロフィブリルを形成するという模型を改めて、幅約 100 Å (そのうち真の結晶部分は 70 Å), 高さ 30 Å のへん平なミセルストリングまたは基本フィブリルが構造単位であるという新しい模型を提出し²³⁾, これが個々に分離して存在するのは組織が疎である細胞膜中の第1次膜だけであつて、第2次膜において密に集合しているときにはバラクリスタリン状態にある表面層によつてゆるく結合されているとした。この基本フィブリルが2本並列したり、4本束になつたものが FREY-WYSSLING の得ているマイクロフィブリルの最近値である。小林と内海²⁴⁾ は木材バルブを乳鉢で磨砕後超音波で解体し幅約 250 Å のマイクロフィブリルを認め、また未成熟の綿実種子を温湯中で膨潤破裂せしめ、内部の粘液質が温湯中に放出されたときにも幅約 200 Å のマイクロフィブリルを認めうるから、これらは過去の概念であるフィブリルを破壊して得た中間産物ではないとしている。さらにその後²⁵⁾ このようなミセルストリングないしはマイクロフィブリルの幅の大きさが諸研究者によつて異なるのは、その測定上の誤差によるものであるとし、木材バルブや綿のプロイドレブリカや加水分解処理した試料について研究し、ミセルストリングの大きさは幅 80 Å 程度、長さ 750 Å 程度であると報じているが、今までの木材を含

めた天然繊維の細胞膜の電子顕微鏡的な構造単位に関する概念を要約して次のように述べている。すなわち「計算法によつてその絶対値は異なるが、かなり均質な太さのきわめて長いミセルストリングないしはミクロフィブリルが繊維素系天然繊維の構造単位として実在する。しかもこれは、繊維が分子にいたるまで分散せられる途次において破壊力に応じて現われる中間産物ではなく、もともとセルローズの析出過程において生じた構造単位であろう。そして、繊維素系繊維における要素的な構造としてのミクロフィブリルの存在とその様式は、単に形態学的な興味にとどまらない、それを度外視して繊維の物理的・化学的挙動を論ずることはもはや許されない。」と。

上述の諸研究によつて、木材の細胞膜を構成する構造単位をミクロフィブリルとして電子顕微鏡的にとらえることができるようになったが、このようなミクロフィブリルの細胞膜中における排列状態こそ木材の物理的・機械的性質を左右する根本的な因子であり、そしてこれを追究することが、すなわち本章の主目的とするところである。そしてまたこのようなミクロフィブリルの細胞膜中における排列状態の電子顕微鏡的な観察方法は、小林と内海²⁶⁾によるレプリカ法の木材への適用によつて新生面が開かれた。

本章においては、まず第2節において針葉樹材を構成する細胞の90%を占める仮導管の、第3節において針葉樹材中に占める量としてはきん少ながら仮導管とは異なつた細胞の排列状態をもっている射出線細胞の、最後に第4節において針葉樹材中の異常材であり、欠点材として注目されているアテ材（compression wood）の仮導管の、それぞれ細胞膜の構造主として各膜層中においてそのミクロフィブリルが、それぞれの細胞の形態学的な軸の方向に対してどのような排列状態をもっているかについて記述する。

第2節 仮導管の細胞膜の構造

1. ま え が き

仮導管の細胞膜の構造に関しては、過去30年にわたつて多くの研究が行われてきた。このように仮導管の細胞膜の構造に関する研究が重要視される理由は、仮導管が針葉樹材の大部分を占めており、木材の機械的加工や化学的处理の上にその細胞膜の微細構造が重要な役割を演じているからばかりでなく、針葉樹材の仮導管が多くの点で針葉樹材の他の細胞や広葉樹材の

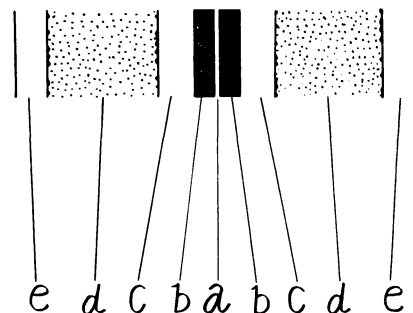
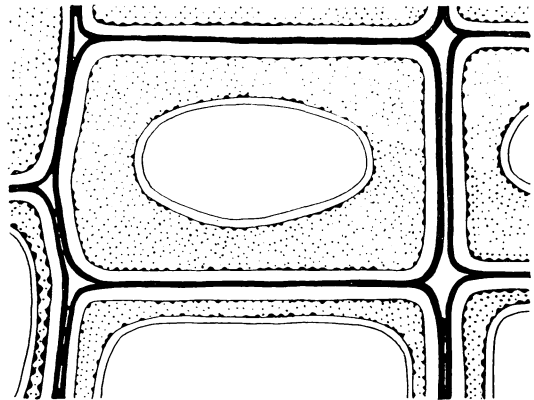


Fig. 1 針葉樹材仮導管の横断面の模式図
a—細胞間層, b—第1次膜, c—第2次膜外層,
d—第2次膜中層, e—第2次膜内層
(KERR and BAILEY²⁷⁾)

Diagrammatic representation showing the different cell wall layers of a softwood tracheid: a—The intercellular layer, b—The primary wall, c—Outer layer of the secondary wall, d—Central layer of the secondary wall, e—Inner layer of the secondary wall (KERR and BAILEY²⁷⁾)

諸細胞さらに他の植物の細胞の細胞膜の構造研究上、好適な材料であることによるものである。

仮導管の細胞膜の構造は、まず KERR と BAILEY²⁷⁾ によつて光学顕微鏡的に体系づけられた。かれらは細胞膜形成の発達順序にしたがつてその膜層を次のように区分した。すなわち細胞間層 (intercellular layer) に界されて薄い第1次膜 (primary wall) と比較的厚い第2次膜 (secondary wall) があり、後者は外層 (outer layer)、中層 (central layer) および内層 (inner layer) に区分され、外層および内層は薄く中層は厚い (Fig. 1)。これらの区分は、偏光顕微鏡による仮導管の横断面の観察における光学的性質の差によるものであつて、細胞間層は等方性、第1次膜は弱い複屈折性、第2次膜の外および内層は強く輝き、中層は消光することによるものであり、そしてこのような第2次膜における3層の区別は各膜層中のミセル排列方向の相違によるものであるとした。このような KERR と BAILEY²⁷⁾ による細胞膜の膜層の構造模型は、現在の新しい研究においてもしばしば引用され、本節においてもこのような細胞膜の膜層構造に関する概念を基礎として論ずるものである。

仮導管の細胞膜の構造に関する光学顕微鏡やX線廻折による研究は、主としてその細胞膜中のミセルの排列状態の追究に集中された。PRESTON^{28),29)} は個々の仮導管を縦断し、これを偏光顕微鏡を用い直交ニコル下に消光する位置によつて、また小原³⁰⁾ は射出柔細胞との間の仮導管の半重孔紋についてその凸レンズ状孔紋口の傾斜方向が偏光顕微鏡の直交ニコル中の消光位と一致することを確かめ、これによつて、それぞれ細胞膜のミセル排列の状態を研究した。久保と呉³¹⁾、さらに WARDROP と PRESTON^{32),33),34)} の新しい研究においては、X線廻折図との照合において行われたが、WARDROP の形成層細胞のみについて行つた第1次膜のミセル排列の研究結果は別として、X線による研究には組織の小片が用いられ、細胞ごとにまた細胞膜の膜層ごとに相違するミセルの排列を明らかにすることは困難であつて、組織全体または切片全体の平均値を示すものであり、偏光顕微鏡の消光位を利用して行つた研究結果は、仮導管の細胞膜の第1次膜と第2次膜の全膜層とをがつしたものの平均的なミセル排列を示すものであるが、いずれも細胞膜中の最厚層と目されている第2次膜中層のミセル排列を示すものと考えられている。尾中³⁵⁾ は古墳等より出土する古い材の仮導管の細胞膜の第2次膜中層に存在する腐朽による穿孔の方向が、ミセルの排列状態を示すことを見出し、また BAILEY と VESTAL³⁶⁾ も同ような現象を発見したが、尾中と筆者らのうちの1人原田³⁷⁾ は2、3の針葉樹古材についてこの腐朽穿孔を利用して仮導管の細胞膜の第2次膜中層のミセル排列について、春・秋阿材仮導管およびその柾目、板目両膜における差異を研究した。さらに BAILEY と VESTAL³⁸⁾ は細胞膜を chlorination によつて腐蝕し、ヨードヨード加里と硫酸を滴下するとヨードの結晶が腐蝕間隙に生じ、これがミセルの排列方向にならぶことを見出し、第2次膜の外層および中層におけるミセル排列を研究している。ついで筆者らのうちの1人原田と貴島と梶田³⁹⁾ はこの方法を利用して数種の針葉樹材仮導管の細胞膜について、第2次膜の外層と中層におけるミセル排列の關係等を明らかにした。しかしながら以上の諸研究は、その方法が光学顕微鏡であれ、またX線廻折であれ、直接にミセル排列なるものを“可視化”したものでないことはもちろん、細胞膜の平均的な最厚層のミセル排列を示すものであり、また第2次膜の外層および中層を区別してそのミセル排列を明らかにし得ても、内層については依然判明しないし、外層および中層のミセル排列についてもその排列方向を間接的に推定しているにすぎなかつた。

電子顕微鏡のこの分野の研究への応用によつて、それまでは光学顕微鏡的にまたX線廻折によつて推定していたミセルなるものも、その大きさに関する論議はともかくとしてマイクロフィブリルとして直接にそ

の排列状態を“可視化”されるようになったことは前に述べた。電子顕微鏡によつて仮導管の細胞膜の構造について研究をはじめたのは小林と近土⁴⁰⁾であるが、このときにはまだ細胞膜の各膜層におけるマイクロフィブリルの排列状態を可視化するまでにはいたらず、隙間の検証にとどまっていた。その後、電子顕微鏡の試料作製技術の進歩に伴つて、仮導管の細胞膜の構造特に各膜層中におけるマイクロフィブリルの排列状態については、いくつかの研究が行われてきたのであるが、これらの研究を過去の光学顕微鏡やX線廻折の研究結果との関連から考えると、次の2つの研究に大別されよう。その第1は従来の光学顕微鏡(偏光顕微鏡)的研究やX線廻折の研究によつて大体推定されていた構造の確認実証ということであり、その第2は従来の光学顕微鏡やX線廻折の研究によつては全く予想されていなかった構造を新たに発見したということである。第1に属するものとしては、MÜHLETHALER²²⁾、HODGE と WARDROP¹⁹⁾²⁰⁾、FISCHBEIN⁴¹⁾、小林と内海²⁵⁾²⁶⁾、上村⁴²⁾、駒形と木村⁴³⁾、筆者ら⁴⁴⁾、LIESE と FAHNENBROCK⁴⁵⁾⁴⁶⁾、WARDROP と DADSWELL⁴⁷⁾、WARDROP⁴⁸⁾、小林と駒形と筆者らのうちの1人原田⁴⁹⁾、MEIER⁵⁰⁾ および筆者ら⁵¹⁾の研究があり、第2に属するものとしては、小林と内海²⁵⁾²⁶⁾の劃期的な研究にはじまり、WARDROP⁴⁸⁾ および筆者ら⁵¹⁾⁵²⁾の研究がある。

筆者らは第1については全般的に研究したのであるが、特に第2次膜における孔紋(pit)およびその周辺部の構造については詳しく行い、また第2については第2次膜の移行構造について特に詳しく研究したので、本節においてはこれらの研究結果をとりまとめて記述する。なお第2に属するもののうちに“第3次膜の構造(イボ状構造)に関する研究”があるが、これについては章を改めて述べることにし、ここでは簡単にふれるにとどめる。

2. 試料の作製

1) 供試材

- スギ (*Cryptomeria japonica* D. DON) 宮崎県産 樹令 45 年
- ヒノキ (*Chamaecyparis obtusa* S. et Z.) 長野県産 樹令 250 年
- アカマツ (*Pinus densiflora* S. et Z.) 鹿児島県産 樹令 100 年
- エゾマツ (*Picea jezoensis* CARR.) 北海道産 樹令 93 年

以上の各材は、当時木材部木材材料科強度研究室において強度試験用材として採取された正常材であるが、これらの材の第20年輪以上の部分から試片を選んだ。

コノテガシワ (*Thuja orientalis* L.) 満州興安林西白塔ワールマンハ東陵の遺存木材

この材は、古材として故京都大学教授尾中文彦氏が所蔵していた材片であるが、任意の部分から試片を選んだ。これらの気乾材から、ほぼ $1 \times 1 \times 1.5 \text{ cm}$ のブロックを二方桎木取として作製した。

レプリカ作製のためには、木材の次のような表面を試片として用いた。

i) 人工的に破壊して得た裂開面(桎目および板目面)：木材の縦方向の裂開は、仮導管相互間の細胞間層または仮導管の細胞膜のうちで細胞間層に近い部分において生起することが予想されるから、細胞間層またはこれに近い細胞膜層の構造をとらえるために選んだ。

ii) 気乾材を蒸煮軟化し、ミクロトームで切断作製した厚さ約 $20 \sim 40 \mu$ の切片の乾燥した表面(木口、桎目および板目の各面)：仮導管の細胞膜のうちの任意の膜層の構造をとらえるために選んだ。

iii) 気乾材をパラフィンで包埋しミクロトームで切断、脱パラフィンして作製した厚さ約 $20 \sim 40 \mu$ の切片の表面(桎目および板目面)：パラフィン包埋法は篠遠⁵³⁾にしたがつた。この切片は、特に第2次膜

の膜層中の移行構造を観察するために作製したものである。無包埋材からミクローム切片をうる場合には、細胞の内腔 (lumen) 等の存在によつてメスプレを生じ細胞膜中のきわめて薄い膜層がひきさかれ、そのために膜層の判断が困難であるから、パラフィンの包埋によつてこのようなひきさをできるだけ少なくし、任意の既知の膜層を基準としてその内部の構造を膜層の剝離反転から判断しようとするものである。

超薄切片の作製のためには、上記のブロック材から次のような小ブロック試片を作つて用いた。

上記のはば $1 \times 1 \times 1.5 \text{ cm}$ のブロックを光学顕微鏡用の切片を作製する場合と同様に蒸和缶のなかにいれ (軟化筒のなかにはグリセリンとアルコールとを等量にいれる), 127°C で約 10 時間蒸煮軟化して後取り出し、包埋および切断に便利であり、しかも3断面 (木口、柾目および板目) の切片を得られるように、次のように木取した。すなわちまず木口および柾目の切片をうるためには、1年輪を春材部と秋材部とに区分し (ただし板目切片をうるためには春・秋両材部が混在するのはやむを得ない)、次にいずれも木口、柾目および板目の各切片が得られるようにほぼ $1 \times 1 \times 5$ (または $2 \sim 3 \text{ mm}$) の小ブロックを、しかも $1 \times 1 \text{ mm}$ の面が木口、柾目および板目面として得られるようにナイフで切断作製した。このような小ブロックを作製した理由は、第1には電子顕微鏡によつて木材を観察する場合の切片の厚さは厚くても 0.2μ をこえてはならないから、そのように薄く切断するためにはできるだけ切断面積を小さくしてナイフによる切断の際の抵抗を少なくしなければならぬこと (また電子顕微鏡で観察する場合の切片の大きさはせいぜい $0.5 \times 0.5 \text{ mm}$ もあればよい)、第2には薄く切断するというたてまえから、木材のように春材と秋材のようなかたさの異なる2つの組織を同時に切断することは、ナイフによる切断の際の抵抗に差が生じメスプレを起しやすく薄い切片をうるのが困難である。しかのみならず春材部と秋材部を区別してその構造を観察しようという利点があることによる。板目切片の作製の場合にはその材の包埋時には春・秋両材部が混在しているけれども、切断時には春材部と秋材部とを各別個に切断するのであるからこのような目的には反しない。

2) 検鏡用試料の作製

すでに緒言においてもふれたように、電子顕微鏡によつて木材の細胞膜構造を研究する場合、木材の細胞は電子顕微鏡の試料としてはやつかない性質をもっている。すなわち、たとえば仮導管1個を直接そのまま電子顕微鏡によつて検鏡することができず、その内部構造を観察するにはできるだけ薄い切片にしなければならないということである。それゆえに、電子顕微鏡による細胞膜の構造の研究がうまくゆくかどうかということは、プレバートすなわち検鏡用試料を作製するテクニックいかんによつて決まることを強調しなければならぬ。そしてこのような検鏡用試料作製の方法は、多少の差はあつても以下本章の第2および第3節、ならびに第2、第3両章において採用したものもほぼ同様であるから、本項においてとりまとめてやや詳しく論じておきたい。

電子顕微鏡による観察の場合においても、木材そのものを直接検鏡することが木材の構造的性質をとらえる上に最も望ましいことはいうまでもない。ところで光学顕微鏡を用いて木材の構造を観察する場合の切片の必要な厚さは、最も薄いときでも数 μ もあれば充分であるのに、電子顕微鏡による場合には厚くとも 0.2μ をこえてはいけなないのである。しかしながら、このような薄い切片——これを超薄切片とよんでいるが——を作製することは特に木材の場合には容易でなく、またその上に木材は有機質としてコントラストの乏しい性質をもっているため、このため解体またはレプリカというような方法が採用され、そしてようやくここ2、3年にいたつて超薄切片法も実用の段階に到達した。しかしまた、これらの諸方法は

それぞれ長所をもっているのであるから、いわゆる適法を適所に応用し、また種々の方法を併用することが望ましいと考える。さて筆者らの採用してきた方法も、この方面の研究の進歩にしたがつて改良してきたのであるが、この報告ではその大部分をレプリカ法に、一部を超薄切片法によっている。

a) レプリカ試料の作製法

レプリカ法とは、光学顕微鏡による検鏡の場合におけるスンプ法のように、電子線に対して無構造な薄膜に木材の表面の凹凸を転写してこの薄膜を検鏡するという方法である。この方法は試料の最表層のみを観察することができるという点において非常にすぐれた方法であり、特に仮導管の細胞膜の重畳しない膜層の表面の観察には好適といえるので、本節においては主としてレプリカ法を用いた。レプリカ法に関しては多くの方法が報告されている⁵¹⁾⁵⁵⁾⁵⁶⁾⁵⁷⁾⁵⁸⁾⁵⁹⁾⁶⁰⁾⁶¹⁾⁶²⁾⁶³⁾⁶⁴⁾⁶⁵⁾が、これらのうちで試料の表面を最も忠実に転写する信頼度の高い方法として定評のあるのは HEIDENREICH⁵⁴⁾ の高圧ポリスチレン—シリカ 2 段階法である。しかしながらこの方法は、第 1 段階で 160°C 、 $130\sim 330\text{ kg/cm}^2$ という高い圧力と温度を必要とするから、デリケートな試料面である有機体の表面の研究には適しない。小林と駒形⁵⁶⁾はこのような欠点を除きかつ操作時間を短縮することを目的として、パルプ繊維および木材のミクロトーム切片に対して、溶液法によるコロジオン 1 段階法を提案した。このような溶液を用いる方法、および合成樹脂の単体または半重合体を用いるという方法は、木材のように大は細胞の内腔から小は細胞膜中の微細間隙に至るというようなポーラスな性質をもっているものに対しては、被検体内に溶液が滲透しあるいは重合した樹脂が木材面に付着して剝離するというような欠点があり、またコロジオン 1 段階法はそのテクニックに高度の熟練を要するから解離した単細胞以外には実用上あまり適当とは考えられない。

本研究では、主として木材を個々の細胞(仮導管)に解離しないで、ブロックのまま、または $20\sim 40\mu$ の厚さのミクロトーム切片として、その表面のレプリカをうることを目的としているので、このような実験の目的に合致し、しかもレプリカ作製の技術が比較的容易であり、えられたレプリカの信頼度も高いという点から、土倉と赤堀⁶³⁾によつて提案された方法およびこの方法に一部改良を加え筆者ら⁶⁶⁾が考案した方法、ならびに第 2 段階の蒸着物質の蒸発法として深見と四本⁶⁷⁾の方法を追加して良い結果を得ている。

土倉と赤堀⁶³⁾の方法とは“エチルメタクリル—アルミニウム 2 段階法”とよばれるものであるが、この方法はあらかじめ厚さ約 0.75 mm のセルロイド板上にエチルメタクリル樹脂を約 100°C で重合固化したものを準備し、木材の表面を樹脂面上に圧着してサンドイッチし、数 kg/cm^2 の圧力と $80\sim 100^{\circ}\text{C}$ の温度を加える。木材試片と樹脂板とを圧着する際、加圧する樹脂板とスライドガラスとの間にゴムパッキングを用いると木材試片の表面の各部分は比較的均等に圧着される。冷却は室温において行い、木材試片を樹脂板から剝離する。

このようなレプリカ作製の操作を行う場合、木材のブロック試片では裏うちが強固であるから、樹脂板から木材試片を容易に剝がすことができ、かつ良好なレプリカ(ここでは樹脂板上に木材試片の一部が付着していないことを意味する)をうることができるのであるが、厚さ約 $20\sim 40\mu$ のミクロトーム切片のような薄いものでは加圧加熱後木材の切片が樹脂板中にめりこみ、樹脂板から木材切片を剝離することの不可能な場合が多い。このような欠点を改良することを目的として行つたのが筆者ら⁶⁶⁾の考案した方法である。すなわち、この方法は比較的薄い木材のミクロトーム切片を 2 つの樹脂板の間にはさみ、土倉と赤堀⁶³⁾の方法にしたがつて加圧加熱を行うものであり、このようにすると、冷却後 2 つの樹脂板を分離した場合いずれか一方の側の樹脂板に木材切片はめりこみブロックの場合の裏うちの役目を果し、他の側の樹

脂板の表面に木材切片のレプリカが得られる。この方法によつて、比較的薄いミクロトーム切片のレプリカを容易に作製することに成功した。

レプリカが得られた樹脂板は、これを真空蒸着装置（島津製作所製）中にいれ、まず $1/3$ の角度で斜からクロム（Cr）をシャドウイングし、上からアルミニウム（Al）を蒸着し、樹脂板のレプリカ面上に厚さ約数十Å の“クロム＋アルミニウム”の薄膜をつくる。さて本研究においては従来、上からの蒸着物質としては主としてアルミニウムを用いていたのであるが、アルミニウム膜は電子顕微鏡中における観察中の電子線衝撃による粒状化（migration）現象によつて、得られた像に人工産物を生ずるという短所がある。この短所を除くために深見と四本⁶⁷⁾によるカーボン蒸着法を応用しアルミニウムの代りにカーボンを使用し、鮮明な像が得られるようになった。

ついで、金属を蒸着した樹脂板にナイフではぼ $1 \times 1 \text{ mm}$ の“ゴパンの目”に切りこみをつくり、これをクロロホルムとベンゾールの等容混合溶液中に置いて薄膜を樹脂板から剝離し、“アルミニウム（またはカーボン）＋クロム”の薄膜をシートメッシュ（試料支持台）上にすくいあげて検鏡試料とした。

レプリカが被検体の表面の形を写しとる忠実さの程度すなわちレプリカの解像度については、土倉⁶⁸⁾、深見⁶⁹⁾、日比⁷⁰⁾等によつて詳細な研究が行われているが、これらの結果からすると、本研究の目的を達成するためにはこの精度でもつて充分であると考えられる。

b) 超薄切片試料の作製法

木材の超薄切片の作製法に関しては、MÜHLETHALER⁷¹⁾、FREY-WYSSLING⁷²⁾、RIBI⁷³⁾、ASUNMAA⁷⁴⁾⁷⁵⁾、MEIER⁵⁰⁾の研究があるが、これらはいずれも医学生物方面において行われている方法を木材に応用したものである。筆者らは、串田⁷⁶⁾によつて提案された方法を木材に応用した。この方法は大別して固定、包埋および切断の3段階にわかれるが、本研究ではすべて生育充分な気乾材を対象として用いているので固定は行わなかつた。前記の小ブロック試片をまずアルコールで脱水した。つぎに包埋は、正ブチルメタクリルとメチルメタクリルとを8:2または6:4の割合に混合し、この中に2%の過酸化ベンゾイルをいれ、これを小ブロック試片とともにゼラチンカプセルのなかに入れる。そして恒温乾燥器中で約 55°C で重合せしめた。小ブロック試片をゼラチンカプセル中において重合固化せしめる場合、後の切断上の便宜を考慮し小ブロック試片の切断面（ $1 \times 1 \text{ mm}$ 面）ができるだけゼラチンカプセルの長軸に直角に位置したまま重合しうるように、串田⁷⁷⁾によつて考案された方法を応用した。切断にはユング型緩傾斜ミクロトーム（後藤風雲堂製）を用いた（これは慶応義塾大学電子顕微鏡研究室のご厚意により使用させていただいたものである）。ナイフはガラスナイフを用いたが、これは厚さ約2~3 mm の硬質シャーレをよく洗滌乾燥し、ハンマーでたたいて割り作製したもので、これをナイフホルダーにはさみ、ユング型ミクロトームと同じような方法で試片を切断して切片試料を得た。得られた切片は、これを熱湯上に浮べ、薄いものをえらんで、あらかじめスライドガラス上に張つたコロジオン膜の上にすくいあげ、ベンゾールで包埋樹脂を除き、シートメッシュ上にのせ、乾燥後そのまま、またはクロムシャドウイングを施して検鏡試料とした。

3) 検 鏡

検鏡はいずれも 50 KV の SM-C₂ 型電子顕微鏡を用いて行つた。

3. 細胞間層および第 1 次膜の構造⁴⁹⁾⁵¹⁾

1) 細胞間層

細胞間層は相接する仮導管を相互に接着する任務をもっているが、細胞分裂の際の細胞板に由来する隔膜、すなわち細胞間物質であつて、はじめは主としてペクチン質のものよりなるといわれるが後強くリグニン反応を示すようになり、光学的には等方性であるとされている。

つぎには電子顕微鏡的な観察によつて得られた結果を、代表的な写真例によつて示し、考察を加える。

Phot. 1 はスギ材のレプリカ写真であるが、相接する2つの春材仮導管の間の細胞間層の構造を示すものと判定される。その理由はマイクロフィブリル構造をもたないという点において他の膜層と区別され、しかも光学顕微鏡的な知見と関連づけられるからである。細胞間層の表面は、あたかも平滑に塗りあげられたモルタル壁の表面のような外観を呈しており、マイクロフィブリル状構造は認められないから、この膜層がどのような化学的組成をもっているかは別としても、少なくとも方向性をもたないアモルファス (amorphous) な非セルローズ物質からなるものであろうということが推定される。**Phot. 2** はアカマツ材の裂開面のレプリカ写真であるが、同じく春材仮導管の細胞間層と第2次膜のある膜層 (外層) (S_1) の構造を示すものである。細胞間層は仮導管相互の接着剤の役割を演じているのであるが、その性質がアモルファスであるという点から考えると、このような木材の縦方向の裂開の場合には、細胞間層が裂開に対する抵抗のうち最弱点として働くと推定されるから、裂開すなわち仮導管相互間の分離は細胞間層において生起することが予想される。ところが事実はそうでなく、マイクロフィブリル構造をもっている第2次膜 (外層) において生起することが多い。小林と内海²⁵⁾は裂開面でこのような細胞間層が現われるのはまれであるが、これはリグニンが3次元的重合体であり層状に剝離しがたいこと、および第1次膜あるいは第2次膜の外側まで足深く侵入していることを間接的に証明するものであろうとしている (小林, 内海²⁵⁾: 図1)。Phot. 2の細胞間層の構造は、小林と内海²⁵⁾の述べるように、ペイントを板の間にはさんで剝がしたようにいかにも粘性が大であるかのように見える。細胞間層の構造は、Phot. 1においてはPhot. 2に比較してやや平滑にみえる、これは後者が木材の裂開面であるのに対し、前者がマイクローム切片の表面から得られた写真であることに起因するものと思われる。**Phot. 3** はスギ材のレプリカ写真であるが、相接する4個の秋材仮導管の細胞間層および細胞膜の横断面の構造を示すものである。しかしながらこのような木材の木口面のレプリカ写真でもつては細胞間層は明りように区別できない。これは木材の木口切片を作製する場合、細胞膜の抵抗によつて著しいナイフマークが生起し、レプリカ写真ではこれらのナイフマークの凹凸のみが強調され、細胞膜の構造はその陰に隠されてしまうからである (以下の第1次膜および第2次膜の構造の研究においても、木口面のレプリカ試料による研究を行わなかつた理由はこのような検鏡試料作製上の制約をうけることによるものである)。ただわずかに仮導管の間の角隅部 (×印) における細胞間層ではナイフマークの影響を免れているから、他の膜層の構造とは異なりアモルファスな性質であろうということが推定される。小林と内海²⁶⁾、駒形と木村⁴³⁾はアカマツの春材の木口のマイクローム切片のレプリカ写真 (駒形, 木村⁴³⁾: 図10) において、その細胞間層にはナイフマークがほとんど認められないから、細胞間層はかなり visco-elastic な性質をもつてあろうとしており、MEIER⁵⁰⁾ は褐朽菌によつて腐朽した *Fichte* (*Picea excelsa* LINK.) 材の木口の超薄切片による観察の結果、細胞間層は electron dense な構造として明らかに他の第1次膜や第2次膜の構造とは区別されるが、これは細胞間層のアモルファスな性質を示すものであろうとしている (MEIER⁵⁰⁾: Bild 1, 2, 3)。筆者らもコノテガシワ古材の板目の超薄切片の観察によつて、MEIER⁵⁰⁾ と同様な結果を確認している (Phot. 39)。

以上の観察および考察の結果、細胞間層はマイクロフィブリル構造をもたないアモルファスな性質をもつ

という光学顕微鏡的な研究結果を確認することができた。

2) 第1次膜

第1次膜は細胞分裂後最初に現われる細胞膜であつて、仮導管の成長に伴い伸長してきわめて薄くなり、初期にはペクチンおよびセルローズよりなるが、その後リグニン反応を示し、染色に際し細胞間層と同様な色となるので識別しがたいが、弱い複屈折を示すから偏光顕微鏡によつてやつと区別される。今までの光学顕微鏡的な研究では、第1次膜の構造に関する記述は著しく少なかつた。その理由は第1次膜がきわめて薄い膜層であり、一方は細胞間層に他方は第2次膜に接合しているから、第1次膜のみを区別して研究することが困難であることによるものであつた。偏光顕微鏡やX線廻折による研究の結果、第1次膜のミセル排列の主方向は、仮導管の長軸方向に対してほぼ直角方向であり、それらは網目状に編まれたいわゆる網目状構造 (net-work structure) であらうということが推定されていた³⁴⁾⁷³⁾。

第1次膜の電子顕微鏡的研究はまず MÜHLETHALER²²⁾ によつて、ついで小林と内海²⁶⁾、駒形と木村⁴³⁾ によつて行われたが、その結果第1次膜はマイクロフィブリルが網目状に編まれたいわゆる網目状構造をもっていることが明らかになり、偏光顕微鏡やX線廻折の研究による推定が確認された (MÜHLETHALER²²⁾: Fig. 13; 駒形, 木村⁴³⁾: 第3, 4図)。しかしながら、これらの報告はいずれも仮導管の細胞膜からその細胞膜中に存在するリグニン等の介在物を除去した解体試料、または木材バルブのレプリカ試料について研究されたものであつたから、筆者らは素材 (未処理材) のレプリカ試料について観察をすすめ、バルブのレプリカ試料による観察結果とを比較検討した。

次には電子顕微鏡的な観察によつて得られた結果を、代表的な写真例によつて示し考察を加える。**Phot. 4** はエゾマツ材のレプリカ写真であるが、春材仮導管の第1次膜の構造を示すものと判定される。その理由は **Phot. 5** の左上 (S_1) の部分に見られる重なつて存在する第2次膜の構造とは明らかに区別され、またやや不透明ようながらマイクロフィブリル構造が認められるという点において細胞間層の構造とも異なるから、細胞間層と第2次膜との間に存在する膜層の構造と推定されることによる。第1次膜においては、個々のマイクロフィブリルの平行度は悪く、これらのマイクロフィブリルは不規則に編まれている。またこのように編まれたマイクロフィブリルは、介在物 (リグニン、ペントース等) によつて強度に包埋されているものと考えられる。これは **Phot. 5** の左上の部分 (S_1) にみられる第1次膜の上に重なつて存在する第2次膜外層の構造と比較すると明らかである (第2次膜外層ではマイクロフィブリルは顕著に認められる)。そして第1次膜のマイクロフィブリル排列の主方向は、仮導管の長軸方向に対してほぼ直角である。このような第1次膜の構造に関する研究結果は、別個に行われた小林と内海²⁵⁾ のその後の研究結果とも一致するものである (小林, 内海²⁵⁾: 第1, 2図)。**Phot. 6** はアカマツ材のサルフェイトバルブのレプリカ写真であるが、解離した春材仮導管の最外層すなわち第1次膜の構造を示すものと判定される。その理由はこのバルブは軽く漂白処理を施したのみであるから、第1次膜は除去されていないとみられるからである。第1次膜はみごとにマイクロフィブリルの網目状構造を示しており、これは小林と内海²⁶⁾、駒形と木村⁴³⁾ の得た結果と全く一致するものである。**Phot. 4** と **Phot. 6** との比較から、第1次膜は網目状に不規則に編まれたマイクロフィブリルが、介在物によつていかに強度に包埋されているかを知ることができる。

駒形と木村⁴³⁾ によると、アカマツバルブの春材仮導管と秋材仮導管の第1次膜はともにマイクロフィブリルが網目状構造を呈しているという点においてはかわりないが、秋材仮導管では春材仮導管に比較すると

そのマイクロフィブリルはより密に発達しているとし、このことはパルプ繊維を酸化銅アンモンのような膨潤剤によつて膨潤させる際に、秋材仮導管は特徴のある球状膨潤を示すが春材仮導管は起しがたいことが知られているから、その原因の一としてこのような第1次膜におけるマイクロフィブリルの発達の相違があげられるのではなからうかと述べている。

以上の観察および考察の結果、第1次膜はそのマイクロフィブリルが不規則に編まれたいわゆる網目状構造 (net-work structure) であり、マイクロフィブリル排列の主方向は仮導管の長軸方向に対してはほぼ直角であることが明らかとなり、マイクロフィブリルの排列状態に関しては光学顕微鏡やX線廻折による研究の結果が確認された。さらに網目状構造をもっているマイクロフィブリルは、介在物によつて強度に包埋されていることが明らかになった。

KERR と BAILEY²⁷⁾によると、2つの仮導管の間に存在する重孔紋の孔紋膜は、1つの細胞間層と2つの第1次膜とからなるとされているから、孔紋膜における細胞間層と第1次膜の構造について述べなければならない。しかしながら孔紋膜の構造に関しては、本報告の主要問題の一つとして別に詳述することとし、ここには結論的なことのみを付記する。すなわち孔紋膜における細胞間層は、完成した仮導管においてはトールス (円節, torus) のみに存在し、第1次膜はトールスにおいてはマイクロフィブリルは網目状構造、トールスを取り巻く部分すなわちマルゴ (margo, closing membrane) では、このようなマイクロフィブリルがトールスを中心として放射方向に集束したいわゆる集束マイクロフィブリルと、これに交さず非集束マイクロフィブリルとからなり、このようなマルゴのマイクロフィブリルは孔紋膜以外の第1次膜のマイクロフィブリルと連結している。すなわち孔紋膜の主体は第1次膜であるといえる。

4. 第2次膜の構造⁴⁴⁾⁴⁹⁾⁵¹⁾

第2次膜は仮導管の細胞膜の主要部分であつて、最も厚く、したがつて従来から仮導管の細胞膜構造の研究といえばこの膜層の構造の研究に集中されてきた。第2次膜は細胞の外形が完成した後、第1次膜の内側へ増加肥厚した膜層であり、主としてセルローズよりなり、後期に多少木化するとされている。そして第2次膜は第1次膜に接する薄膜の外層と、第2次膜の厚さを変化させる中層、細胞内腔に接する内層とに区分されるが、これらはいずれもミセル排列方向の差に起因するという偏光顕微鏡的研究の結果によつて推定されたものであることはすでに述べた。

本項においては、第2次膜の構造に関して、従来の光学顕微鏡 (偏光顕微鏡を含む) 的研究によつて大体推定されていた構造、いいかえれば相異なるミセル排列方向をもっている外層、中層および内層という各膜層の存在を電子顕微鏡的研究によつて可視化、実証することを目的とするものである。第2次膜の構造について、このようにまず従来の光学顕微鏡の研究結果を確認実証するという仕事からはじめられた理由は、小林と内海²⁵⁾の指摘するように、電子顕微鏡的な研究の段階として、電子顕微鏡写真を“読む (解釈する)” にあたつてはまず従来の知見と関係づけられるものからでないと判定できないということによるものである。そしてこれと同じような見解のもとに行われた研究¹⁹⁾²⁰⁾²⁵⁾²⁶⁾⁴¹⁾⁴²⁾⁴³⁾⁴⁵⁾⁴⁶⁾⁴⁷⁾が相前後して報告された。

次には電子顕微鏡的な観察によつて得られた結果を、代表的な写真例によつて示し考察を加える。

1) 孔紋のない部分の構造

a) 外層

Phot. 5 はエゾマツ材のレプリカ写真であるが、前述のように春材仮導管の第1次膜とこれに相接する

第 2 次膜外層 (S_1) の構造を示すものと判定される。また **Phot. 7** はエゾマツ材のレプリカ写真であるが、秋材仮導管の第 2 次膜の外層の構造を示すものと判定される。**Phot. 5** および **7** から第 2 次膜外層は第 1 次膜に比較してそのマイクロフィブリルは著しく顕著に認められる。このことは第 1 次膜ではそのマイクロフィブリルが介在物によつてきわめて密に充てんされているのに反し、第 2 次膜外層ではマイクロフィブリルの発達が密であり、介在物の充てん度が少ないことを示すものであろう。外層においては個々のマイクロフィブリルはかなりよい平行度をもつて排列しており、マイクロフィブリルの排列の主方向は仮導管の長軸方向に対してほぼ直角であり、いわゆる横巻き構造をもっている。このような外層の横巻き構造は、小林と内海²⁹⁾によつてアカマツ材の漂白精製され第 1 次膜が除去されたと推定されるサルファイトパルプ仮導管のレプリカ写真によつて確認されたものと一致している。また MEIER⁵⁰⁾ は、木材腐朽菌によつて侵された Fichte 材の仮導管の超薄切片試料の観察結果から、外層においてはそのマイクロフィブリル排列の主方向は仮導管の長軸方向に対してほぼ直角であることを確認している (MEIER⁵⁰⁾: Bild. 29)。

b) 中 層

Phot. 8 はスギ材の、**Phot. 9** はエゾマツ材のいずれもレプリカ写真であるが、春材仮導管の第 2 次膜の外層 (S_1) と中層 (S_2) の構造とを同時に示すものと判定される。その理由は、両写真の上の膜層 (S_1) の構造は、仮導管の長軸方向に対してほぼ直角なマイクロフィブリル排列の主方向をもっているが、これは a) において述べたように外層と判定され、したがつてその下側 (**Phot. 8** の S_2) の膜層はこの外層が剝離して現われた膜層であり、またその上側 (**Phot. 9** の S_2) の膜層はこの外層の上に重なつて存在する膜層であるという点で、第 2 次膜の中層と推定されるからである。

Phot. 8 および **9** から中層においては個々のマイクロフィブリルは外層と同様にかなり良好な平行度をもつて排列しているが、そのマイクロフィブリル排列の主方向は外層のそれと交差し、仮導管の長軸方向に対して前者では約 25° 後者では約 30° の傾角をもっていることが認められる。**Phot. 10** および **11** はスギ材およびエゾマツ材のレプリカ写真であるが、いずれも秋材仮導管の第 2 次膜中層の構造を示すものと判定される。**Phot. 10** および **11** によると、中層においては個々のマイクロフィブリルはかなりよい平行度をもつて排列しており、マイクロフィブリルは介在物によつて比較的密に充てんされているものと推定される。そしてマイクロフィブリル排列の主方向は、仮導管の長軸方向に対して約 $5\sim 10^\circ$ という急な傾角をもっている。**Phot. 8, 9, 10** および **11** から春材、秋材両仮導管における中層の構造を比較すると、次のような点において差異が認められる。まず第 1 に、マイクロフィブリル排列の主方向の仮導管の長軸方向に対する傾角を見ると春材仮導管では $20\sim 30^\circ$ であるのに対し秋材では $5\sim 10^\circ$ と著しく急な傾角をもっている。このようなマイクロフィブリル排列の傾角の差異は、尾中と筆者らのうちの 1 人原田³⁷⁾、筆者らのうちの 1 人原田と貴島と梶田³⁹⁾の光学顕微鏡的研究の結果とほぼ一致するものである。第 2 に、マイクロフィブリル間の介在物の充てん度についてみると、**Phot. 8** および **9** では **Phot. 10** および **11** に比してマイクロフィブリルがやや顕著に認められるから、秋材仮導管の方が春材仮導管に比してそのマイクロフィブリルは介在物によつてやや強度に包埋されていると推定される。このような点からすると、小原と野原⁷⁹⁾の報ずるように秋材仮導管の細胞膜はいわゆる密構造であり、春材仮導管の細胞膜はいわゆる疎構造であるといえるかもしれぬ。第 3 に、個々のマイクロフィブリルの平行度についてみると、春材仮導管では秋材仮導管に比していくぶん悪いように思われる。久保と呉³¹⁾は、スギおよびエゾマツ材の X 線廻折的研究の結果、秋材は春材に比してそのミセル排列度が良好であると報じているが、仮導管の細胞膜の厚さを支配す

る最厚層である中層の厚さが秋材仮導管では春材仮導管に比して著しく大であるということに加うるに、このような中層におけるミクロフィブリルの平行度の良好なことはこのような結果を裏づけるものであろうか。MEIER⁵⁰⁾ は Fichte 材の超薄切片試料による研究の結果、中層のミクロフィブリル排列の主方向は仮導管の長軸方向に対して約 18° の傾角をもっていること、また個々のミクロフィブリルはリグニンによつて強度に包埋されていることを確認しているが、これは筆者らの研究結果とほぼ一致するものである。

c) 内 層

内層の構造をはじめて電子顕微鏡的にとらえたのは HODGE と WARDROP¹⁹⁾²⁰⁾ であるが、かれらはベイマツ (*Pseudotsuga taxifolia* LAMB) 材の仮導管について、内層のミクロフィブリルは仮導管の長軸方向に対して約 80° の傾角をもつて排列していることを報告した (HODGE, WARDROP²⁰⁾: Plate. 2)。そしてこのことは、その後 LIESE と FAHNENBROCK⁴⁵⁾⁴⁶⁾、小林と内海²⁵⁾ および上村⁴²⁾ によつても確認された (LIESE, FAHNENBROCK⁴⁶⁾: Fig. 3; 上村⁴²⁾: Fig. 2) が、内層における個々のミクロフィブリルの平行度についてはふれられていなかった。

Phot. 12 および **13** はエゾマツ材のレプリカ写真であるが、春材仮導管の第 2 次膜内層の構造を示すものと判定される。その理由は、これは仮導管の内腔に接する細胞膜の表面すなわちルーメンサイド (lumen side) の構造を示すものであることは多くの試料の観察の結果から明らかであり、また同じくやや斜めに切断して得られた木口のミクロトーム切片のレプリカ写真によつても確認されることからみてまちがいないものと思われる。内層においてはそのミクロフィブリル排列の主方向は仮導管の長軸方向に対してほぼ直角であり、外層におけると同じようにいわゆる横巻き構造をもっている。ところが個々のミクロフィブリルの平行度を見ると、外層や中層に比して著しく悪く、局部的にはあたかも“お下げ髪”を編んだように交差している (**Phot. 14**)。そしてこのことは秋材仮導管の内層についても全く同様に認められる。またミクロフィブリルは個々に顕著に認められるから、介在物の充てん度は外層や中層に比して小であると推定される。

MEIER⁵⁰⁾ は Fichte 材の仮導管の細胞膜を超薄切片試料について観察し、内層のミクロフィブリルは外層や中層のそれに比してその平行度が不良であることを認めている。ところが、そのミクロフィブリル排列の主方向に関しては仮導管の長軸方向に対してはほぼ平行であるとし、既往の偏光顕微鏡的研究結果によつて推定されているいわゆる横巻き構造は、検鏡切片作製の不手ぎわに起因するものとしている。しかしながら、Phot. 12, 13 および 14 に得られた構造は仮導管のルーメンサイドの構造を示すことは誤まりないし、そしてレプリカは表面の構造のみを写しだすという点ではきわめてすぐれた試料であり、さらに前述の研究者¹⁹⁾²⁰⁾²⁶⁾⁴²⁾⁴⁵⁾⁴⁶⁾によつても確認されているから、内層が横巻き構造であることは誤まりないと思われる。それゆえに、MEIER⁵⁰⁾ の報ずるように木口の超薄切片試料による観察のみからこのように断定することには疑問があろう。

また MEIER⁵⁰⁾ は同じ報告において、第 2 次膜の外層および内層はそのミクロフィブリル排列の傾角が中層と異なるほかに、腐朽に対する抵抗が中層に比して著しく大であるとし、これは外層および内層を構成するミクロフィブリルの性質が中層のそれとは著しく異なることによるものであろうと考えている。それゆえに、第 2 次膜における外層、中層および内層の区別は、KERR と BAILEY²⁷⁾ の提案したように単にそのミクロフィブリル排列傾角の差異のみによつてなされるべきではなく、膜層を構成するミクロフィブリル自体の性質の本質的な差異によつて行われるべきであるとして、外層、中層および内層の呼称にかえ

て、移行層 (Übergangslamelle), 第2次膜 (Sekundärwand) および第3次膜 (Tertiärwand) と呼ぶことを提案している。しかしながら、第2次膜においては明らかに各膜層によつてそのマイクロフィブリル排列傾角の差異が認められるのであるから、ことさらに MEIER のような呼称をする必要はないと考える。

以上の観察および考察の結果、孔紋のない部分における第2次膜の構造については、光学顕微鏡的研究によつて大体推定されていた膜層が存在していることが可視化実証された。すなわち外層および内層では、そのマイクロフィブリル排列の主方向は仮導管の長軸方向に対してほぼ直角であるが、中層では急傾斜をなしている。さらに内層におけるマイクロフィブリルの平行度は、外層および中層に比して悪いことが明らかにされた。

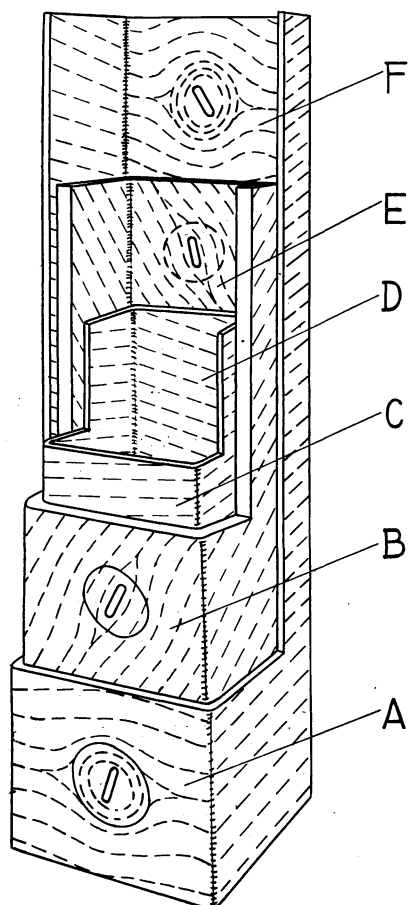


Fig. 2 針葉樹材仮導管の第2次膜の各層におけるミセル (フィブリル) 排列の模型図
A, F—外層, B, E—中層, C, D—内層
(BROWN, PANSHIN and FORSAITH⁸⁰⁾)
The model picture on the micellar orientation in the layers of the secondary wall of a softwood tracheid. A, F—Outer layer, B, E—Central layer, C, D—Inner layer. (BROWN, PANSHIN and FORSAITH⁸⁰⁾)

2) 孔紋およびその周辺部の構造

第2次膜においては、1) に述べたような構造からの著しい偏異が局部的に存在するが、これは針葉樹材の仮導管を特徴づける重孔紋 (bordered pit) の存在によつて生起されるものである。BROWN と PANSHIN と FORSAITH⁸⁰⁾ は BAILEY と VESTAL³⁶⁾ の報告に基いて、孔紋およびその周辺部における第2次膜の外層、中層および内層のミセル排列の状態について Fig. 2 のような模型図を提案した。外層は一般的には1) に述べたような横巻き構造をもつミセルが重孔紋の輪帯表面で偏異し、輪帯表面をさけて周回排列しているが、特に輪帯表面では円状の排列を示している。中層においてもミセルは孔紋の部分で著しく偏異し孔紋口をさけて流線を描いて周回排列している。しかしながら内層における孔紋の部分のミセル排列については、BAILEY と VESTAL³⁶⁾ の研究によつては明らかにされなかつたとして、この図では示されていない。

a) 外層

Phot. 15 および 16 はいずれもエゾマツ材のレプリカ写真であるが、Phot. 15 では春材仮導管の、Phot. 16 では秋材仮導管のそれぞれ重孔紋の孔紋膜側 (孔紋室 (pit chamber) に接する) の輪帯 (pit border) の表面 (以下輪帯表面とよぶこととする) の構造を示すものである。このような重孔紋の輪帯表面の構造は木材の柃目の裂開面のレプリカによつて容易に得られるものである。このような輪帯表面は第2次膜の外層とみられているが、ここでは個々のマイクロフィブリルはかなり良好な平行度をもつて排列しており、重孔紋の円状の孔紋口 (pit aperture) の縁に平行に同心円状排列しており、

いわゆる円状構造であることが認められる。秋材仮導管では重孔紋の孔紋口は円形ではなく長橢円形であるが、この場合にもマイクロフィブリルは孔紋口の周辺に平行な円状構造をもっている。またこの重孔紋の輪帯表面の周辺部では、第2次膜外層の横巻き構造のマイクロフィブリルが輪帯の部分で偏異し、輪帯表面を周回して排列していることが推定される (Phot. 18 および 19)。**Phot. 17** はコノテガシワ材の超薄切片写真であるが、春材仮導管の重孔紋の輪帯およびその周辺部の外層の構造を示すものと判定される。この写真からもマイクロフィブリルは輪帯表面では同心円状の排列をもっており、輪帯表面の周辺においては外層の横巻きのマイクロフィブリルが輪帯表面を周回するような排列をもっていることが明らかである。このような重孔紋の輪帯表面におけるマイクロフィブリルの排列については、小林と内海²⁶⁾、駒形と木村⁴³⁾のアカマツバルブのレプリカ試料について行われた観察によっても確認されている (駒形、木村⁴³⁾: 第2図)。

b) 中 層

Phot. 18 および **19** はいずれもエゾマツ材のレプリカ写真であるが、重孔紋部における第2次膜の外層 (S_1) と中層 (S_2) の構造を同時に示すものと判断される。すなわちこれらの写真は、仮導管の細胞膜をルーメン側から見ているものであつて、第2次膜の中層の一部が剝離されて、その下側の外層の構造が現われたものである。中層におけるマイクロフィブリル排列の主方向は外層のそれと斜交し、しかも中層のマイクロフィブリルは橢円形の孔紋口をさけてこれを周回排列している。**Phot. 20, 21** および **22** はアカマツ、スギおよびエゾマツ各材のレプリカ写真であるが、いずれも春材仮導管の第2次膜中層の構造を示すものと判定される (ただし **Phot. 20** および **21** の粒状の構造 (T) はいわゆるイボ状構造であり、このような膜層の構造が剝離されて中層の構造が現われたものである)。中層においては、そのマイクロフィブリルは一般的には仮導管の長軸方向に対して約 $20\sim 30^\circ$ の傾角をもつて排列しているのであるが、孔紋口の周辺において偏異している。すなわち、マイクロフィブリルは孔紋口をさけてこれを周回し、ふたたび合一し、全体として紡錘形状のマイクロフィブリル排列を示している。

c) 内 層

Phot. 23 はエゾマツ材のレプリカ写真であるが、春材仮導管のルーメンサイドの構造すなわち第2次膜内層の構造を示すものと判定される。内層においては、そのマイクロフィブリル排列の主方向は、仮導管の長軸方向に対してほぼ直角、いわゆる横巻き構造であることはすでに明らかにされたが、このようなマイクロフィブリルが孔紋口の周辺において偏異して排列している。いいかえれば、マイクロフィブリルは孔紋口をさけて周回し流線を描いてふたたび合一している。そしてマイクロフィブリル排列の主方向は、孔紋口の周辺では、それ以外の部分におけるマイクロフィブリル排列の主方向とむしろ斜交している。**Phot. 24** はアカマツ材のレプリカ写真であるが、春材仮導管の孔紋口およびその周辺部のルーメンサイドの構造を示すものと判定される。この写真には孔紋口を残して粒状の構造 (イボ状構造) が見られる (これについては後述するから省略する) が、この構造を通してその下側にマイクロフィブリルの排列状態を推定することができ、ここにおいても **Phot. 23** と全く同様なマイクロフィブリルの排列状態が認められ、またこのようなマイクロフィブリル排列の状態は、粒状の構造 (イボ状構造) (T) が剝がれて現われたと判断される **Phot. 25** において一層明らかにされる。かくて BROWN と PANSIN と FORSAITH³⁰⁾ によつて提案された模型図のうち、まだ描かれ得なかつた内層の孔紋口周辺におけるマイクロフィブリル排列の状態をも明らかにすることができた。

Phot. 26 はエゾマツ材のレプリカ写真であるが、春材仮導管のルーメンサイドすなわち第2次膜内層

の構造を示すものと判断される。写真にみられる凸レンズ状の開口は、射出柔細胞との間に半重孔紋対 (half bordered pit pair) を形成している孔紋口を示すものである。このような凸レンズ状の孔紋口の周辺では、そのマイクロフィブリルは重孔紋の孔紋口部分におけるように大きく周回偏異するような排列をもたず、内層におけるいわゆる横巻き構造が局部的に孔紋口の縁に沿って偏異排列している。小原^{30) 81)}はかつてこのような射出柔細胞との間に半重孔紋対を形成している仮導管側の重孔紋の孔紋口は一般に楕円形または凸レンズ形を呈するが、このような孔紋口の長径の方向は細胞膜中の最厚層と目される中層のミセル排列の方向を示す指標であると報告した。Phot. 27 はエゾマツ材のレプリカ写真であるが、春材仮導管の凸レンズ状孔紋口をもつ部分のルーメンサイドすなわち内層 (S_3) の構造およびその膜層の一部が剥がれて現われた中層 (S_2) の構造を示すものと判定される。すなわち、中層におけるマイクロフィブリルは仮導管の長軸方向に対して約 15° の傾角をもつて排列しているが、このマイクロフィブリル排列の方向は凸レンズ状の孔紋口の長径の方向とほぼ一致しているから、小原説^{30) 81)}を確認したものと見える。

以上の観察および考察の結果、仮導管の孔紋およびその周辺部における第 2 次膜外層および中層の構造主としてそのマイクロフィブリルの排列状態に関しては、既往の光学顕微鏡的研究による推定を可視化実証することができ、さらにまた光学顕微鏡的研究によつては未知であつた内層の構造をも明らかにすることができた。すなわち外層においては、いわゆる横巻き構造のマイクロフィブリルが重孔紋の周辺において偏異し、輪帯表面を周回して流線を描いて紡錘形状に走りふたたび合一しており、また輪帯表面では平行度のよいマイクロフィブリルが円状に排列している。中層では、仮導管の長軸方向に対して急な傾角をもつて排列しているマイクロフィブリルが、孔紋口の周辺で偏異し孔紋口を周回ふたたび合一している。そして楕円形または凸レンズ形の孔紋口をもっている仮導管では、孔紋口の長径の方向は中層のマイクロフィブリル排列の主方向とほぼ一致している。また射出柔細胞との間に、半重孔紋対を形成している仮導管の重孔紋の孔紋口の長径の方向は、中層のマイクロフィブリルの排列方向を示すという従来の推定を実証した。さらに内層においては、仮導管の長軸方向に対してはほぼ直角方向に排列しているいわゆる横巻き構造のマイクロフィブリルが、中層の場合と同様に孔紋口の周辺において偏異して排列しているが、この場合そのマイクロフィブリル排列の主方向は、孔紋口以外の部分のマイクロフィブリル排列の主方向とむしろ斜交する傾向がある。また射出柔細胞との間に半重孔紋対を形成する孔紋口の周辺では、マイクロフィブリルは孔紋口に沿って局部的に偏異排列している。

針葉樹材の顕著な物理的性質の一として水分の吸脱による異方性変形があげられるが、その原因として仮導管の細胞膜の方位的差異すなわち柾目および板目における細胞膜の構造的差異が強調されている^{79) 82)}。しかしながら、筆者らの観察の範囲内では、マイクロフィブリルの平行度や介在物の充てん度については、柾目および板目における細胞膜には差異は認められなかつたが、柾目の細胞膜では板目のそれに比較して多くの重孔紋が存在しており、しかも上述のごとく、孔紋およびその周辺においてはマイクロフィブリル排列の著しい偏異が存在している。それゆえに、このような細胞膜の微細構造的な見地からすると、柾目の細胞膜における孔紋の存在によつて生起せしめられるマイクロフィブリル排列の乱れが、板目、柾目両方向の変形を異ならしめる有力な原因の 1 つとして考えられる。

以上を要するに、本項においては第 2 次膜の各膜層の構造について、光学顕微鏡的研究によつて大体推定されていた構造の存在を可視化実証したということである。

5. 第 2 次膜の移行構造^{51) 52)}

前項4においては、第2次膜の構造に関する既往の光学顕微鏡的研究結果の実証ということにとどまったのであるが、本項においては電子顕微鏡的研究によつてはじめてあばかれた第2次膜の移行構造について述べねばならない。第2次膜の構造、特にそのマイクロフィブリルの排列状態に関しては、仮導管の種類によりまたその部位や方向によつて多少の差異はあるとしても、外層、中層および内層の個々の膜層内においてはマイクロフィブリルの排列傾角や走行方向の変化、移行はないものと考えられていた。ただWARDROP⁸³⁾は *Eucalyptus* や *Ulmus* に属する2, 3の樹種の木繊維の第2次膜外層には、マイクロフィブリルの走行方向が互に交さしている2つの膜層、いわゆる cross banded structure が存在すると報じ、また BOSSHARD⁸⁴⁾は *Esche* (*Fraxinus excelsior* L.) 材の木繊維の第2次膜の観察から、一般的に第2次膜の中層は交さ構造であろうと推定しているが、針葉樹材仮導管については直接検証は行われていなかった。ところが小林と内海²⁵⁾はその多面的な研究の結果、仮導管の第2次膜はマイクロフィブリルの排列傾角の差異のみによつて、簡単に外、中および内の3層に区分することはできないう、マイクロフィブリルはこれらの各層内のラメラ間でも、その排列傾角や走行方向を異にしており、極端にいうと、かりにマイクロフィブリル単位の厚さにまで分割したラメラすなわちミクロラメラを考えるならば、第2次膜の中層はもちろん外層や内層といわれるものも単一ラメラではあり得ないで、走行方向の順逆は別としても第2次膜は全層にわたつて微分的に斜交組織であろうと報じた(小林, 内海²⁵⁾: 第4, 5, 7図)。

筆者らは、第1にはこのような第2次膜におけるラメラの移行構造にある既知の膜層を基準としてラメラの剝離反転を通して追試究明すること、第2には第2次膜が全層にわたつて微分的な斜交組織であるとするれば、外、中および内の3層を区分している光学顕微鏡的な知見との間の関連はどうなるのであろうかということをは明らかにすることの2つの目的をもつて研究を行つた。

次には電子顕微鏡的な観察によつて得られた結果を、代表的な写真例によつて示し考察を加えるのであるが、以下の電子顕微鏡的な観察においては、基準の既知の膜層としてルーメンサイドの内層を選んだので、ここでは内層から中層への移行について述べてゆくこととする。

Phot. 12 はすでに説明したようにエゾマツの春材仮導管の第2次膜内層の構造を示すもので、仮導管の長軸方向に対してほぼ直角の主方向をもつマイクロフィブリル排列が認められる。Phot. 28 および 29 はいずれもエゾマツ材のレプリカ写真であるが、内層内の1部のラメラが剝離反転し、その直下(すなわち中層側)のラメラの構造(a)が示されたものと判定される。このような剝離によつて現われたラメラにおいても、そのマイクロフィブリルの排列の主方向は、ルーメンサイドのそれとほとんど一致していることが知られる。Phot. 28 および 29 からでは剝離反転しているラメラの厚さをうんぬんすることはできないが、その厚さは別としても内層もまたいくつかのラメラからなるものと考えられる。しかしながら、これらの各ラメラ間ではマイクロフィブリルの排列傾角や走行方向の移行は認められない。なお、このようなラメラが小林と内海²⁵⁾のいうミクロラメラに相当するものかどうかについては、なお検討を要しよう。

次には同じくエゾマツの春材仮導管の細胞膜について、そのルーメンサイドの内層の横巻き構造を基準として、ラメラが剝離されることによつてその下側(中層側)に存在するラメラのあばかれた写真をみてゆくことにする。Phot. 30 では、内層が剝がれその下側に内層とはそのマイクロフィブリルの排列傾角を異にするラメラがみられるが、このラメラは4に述べた知見からすると中層に相当するものと判定される。すなわちルーメンサイドのいわゆる横巻き構造をもっている内層(S_3)と中層(S_2)とでは、そのマイクロフィブリル排列の走行方向は交さしている。Phot. 31 では Phot. 30 にみられるような内層(S_3)と中

層 (S_2) との間に、そのマイクロフィブリル排列の走行方向は中層と同じであるが、その排列傾角が中層よりもやや緩である 1 つの膜層 (a) が存在している。さらに **Phot. 32** では内層から中層に至るまでの間に、マイクロフィブリルの排列傾角が互に相異なり、しかもその走行方向が内層のマイクロフィブリル排列の走行方向と斜交している 2 つのラメラ (a および b) がみられる。また **Phot. 33** では内層から中層に至るまでの間に、そのマイクロフィブリルの排列傾角の異なる 4 つのラメラ (a, b, c および d) が認められるが、このうち内層 (S_3) の直下の 2 つのラメラ (a および b) においては、そのマイクロフィブリル排列の走行方向は内層のそれと同じであつて、ただマイクロフィブリルの排列傾角のみが仮導管の長軸方向に対して逐次変化し、ついには内層から第 3 番目のラメラ (c) に至つてマイクロフィブリル排列の走行方向は逆転し、内層のマイクロフィブリル排列の走行方向と交さするに至つている。このようなマイクロフィブリル排列の走行方向の内層から中層への移行の状態は **Phot. 34** においても明らかに認められるが、さらにまた、仮導管のルーメンサイドにイボ状構造をもっているアカマツ材のレプリカ写真 (**Phot. 35**) からも明りようである。**Phot. 30~35** から、少なくとも内層から中層に至るまでは、そのマイクロフィブリルの排列方向の仮導管の長軸方向に対する傾角が順序に移行し、ついにはマイクロフィブリル排列の走行方向が逆転してしまうような移行ラメラが存在していることが確認された。さて中層から外層の側へ移行する構造については、筆者らの観察の範囲内では得られなかつたのであるが、最も安定してしかも頻度が大きに現われるのは **Phot. 32** や **Phot. 36** にみられるような内層 (S_3) と交さし、仮導管の長軸方向に対してある急傾斜のマイクロフィブリル排列をもつラメラであつて、これは中層 (S_2) と判定されるところのものである。従来中層は多くのラメラからなるとされているが、このような中層内においてはラメラ相互間におけるマイクロフィブリルの排列傾角には著しい差異はないと考えられる。すなわち **Phot. 37** および **38** には、内層の剝離によつて現われた中層がみられるが、中層内において 2 つのラメラ (S_{2a} および S_{2b}) が存在している。しかしながら、この 2 つのラメラにおけるマイクロフィブリルの排列の傾角や走行方向はほとんど一致しているとみられるのであつて、たとえ中層が多くのラメラからなるものとしても、ラメラ相互間においてはマイクロフィブリルの排列傾角の差はきわめて少ないものと判断される。

次には内層や中層の独立性、すなわち内層や中層はそれ自体同傾角同走行方向のいくつかのラメラからなるかどうかということを確認するために、コノテガシワ古材の超薄切片試料について観察した。**Phot. 39** はコノテガシワの春材仮導管の細胞膜の縦断面の構造を示すものである。ルーメンサイドにはイボ状構造が存在しているが、イボ状構造の膜層と細胞間層との間に、大別して 3 つの膜層 (S_3 S_2 および S_1) が区分される。このうち、中央の膜層 (S_2) は両側の膜層 (S_1 および S_3) に比して厚く不透明であるが、両側の 2 層は薄くしかも粒状構造が認められる。これは細胞膜の縦断面、すなわちマイクロフィブリルを横断して切断した面の良好なレプリカ写真にみられる構造に類似しているから、この写真にみられるような膜層の区別は、単に化学的組成の差による電子線の透過度の差異のみを示すものでなく、マイクロフィブリルの排列の差異をも示すものであろうと推定される。このような推定にたつと、このような 3 つの膜層は、第 2 次膜の外層 (S_1)、中層 (S_2) および内層 (S_3) に相当するものと判断してもいいであろう。MEIER⁵⁰⁾ もまた腐朽した Fichte 材の超薄切片写真によつてこのような膜層の区分を認めている。このような縦断した超薄切片試料の電子顕微鏡写真によつては、外層、中層および内層の各層内におけるラメラを区分することはできないことはいふまでもないが、上述したようなレプリカ写真や超薄切片写真によつて得られた所見を総合すると、外層、中層および内層は依然として独立した膜層として存在するものとみられ、ま

た中層内における交さ構造は存在しないものと判断してよいのではなかろうか。WARDROP⁴⁸⁾ は中層内には交さ構造が存在しないという点について次のように論じている。すなわち仮導管の単一膜の偏光顕微鏡的観察において消光位が生ずること、仮導管の細胞膜中に存在する凸レンズ状の孔紋口の長径の方向が偏光顕微鏡下の消光位と一致すること、および仮導管の長軸方向の引張りによる破壊形は中層のミセル排列、すなわち消光位と一致することなどは、第2次膜の最厚層である中層内においてはマイクロフィブリル排列の傾角や走行方向が安定していることを示すものであり、したがって中層内ではマイクロフィブリルの交さ構造はあり得ないとしている。以上の観察によつて、マイクロフィブリルの排列傾角や走行方向の移行するラメラの存在は、すくなくとも内層と中層との間においてのみ認められ、中層や内層はそれ自体いくつかのラメラからなる独立した膜層として存在しているものといえよう。

さて外層と中層との間においても、移行構造が存在するかどうかについて考察してみよう。WARDROP⁴⁸⁾ はベイマツ材の仮導管の細胞膜の解体試料について観察の結果、1つの crossed fibrillar structure を得た (WARDROP⁴⁸⁾: Fig. 7) が、そのうちの1つのラメラのマイクロフィブリルの排列状態は中層のそれに似ているから、この2つのラメラは外層の一部と中層の一部とが重なり合つて見えたのか、それとも交さした2つのラメラが1つの膜層として独立して存在するのかわからないとしているが、前者の考え方を支持すると外層と中層との間にはそのマイクロフィブリルの排列傾角や走行方向が順次に移行してゆくというような移行ラメラは存在せず、外層から中層へはそのマイクロフィブリルの排列傾角のみでなく、その走行方向も急に変化しているといわなければならない。Phot. 40 はアカマツ材のレプリカ写真であるが、外層の構造を示すものと判定される。すなわち写真では、仮導管の長軸方向に対してほぼ直角のマイクロフィブリルの排列傾角をもつ外層の一部のラメラが剝離反転してその下側のラメラの構造が同時にみられるのであるが、この剝離によつて現われたラメラにおいても、そのマイクロフィブリルの排列方向はもとのラメラのそれと全く一致しているから、外層もまたマイクロフィブリルの排列傾角や走行方向の同じであるいくつかのラメラからなるとみられ、WARDROP³⁹⁾ の報ずるような交さ構造は認められない。また Phot. 41 では、外層とこれに交さするマイクロフィブリルの排列傾角をもっているラメラが認められ、これは内層と中層との間にみられたような移行構造が外層と中層との間にも存在することを示すものでないかと推定される。この推定を正しいとすれば、外層と中層との間にも、そのマイクロフィブリルの排列傾角および走行方向が順次移行している移行ラメラが存在するのであろう。

以上の観察および考察の結果、次のことが明らかになった。すなわち第2次膜の外層、中層および内層はそれぞれその膜層自体いくつかのラメラからなっており、それらのラメラ相互間ではマイクロフィブリルの排列傾角や走行方向は一致している。そして中層は第2次膜中の最厚層である。次に外層と中層、中層と内層のそれぞれの膜層の間には、そのマイクロフィブリルの排列傾角が順次変化し、ついにはその走行方向が逆転するような移行ラメラ構造が存在している。外層および中層のマイクロフィブリルの排列方向は、仮導管の長軸方向に対してほぼ直角であるが、中層では急な傾斜をもつて排列しており、これらのマイクロフィブリル排列の走行方向は、外、中および中、内の各層間では互に交さしている。

6. 第3次膜の構造 (イボ状構造)^{35) 36)}

第3次膜とは一般にイボ状構造 (wart-like structure) と呼ばれているところのものであつて、電子顕微鏡的研究によつてはじめて発見された構造である。従来の見解からすると、仮導管のルーメンサイドにはいわゆる横巻き構造の第2次膜内層の構造 (Phot. 12, 13 および 23) が認められるから、仮導管の

細胞膜は第2次膜内層で終わっていると考えられていた。ところが小林と内海²⁰⁾は、アカマツ材の仮導管のルーメンサイドに特異な構造を発見し、このような特異構造は明らかに第2次膜の内層よりも後に形成されたものであり、その形態の特異性からして第2次膜とは区別して第3次膜と呼ぶことを提案した。筆者らはその後この特異構造について詳しく研究したのであるが、この特異構造の形成が第2次膜よりも後成的であるという点において小林と内海²⁰⁾による提案を支持した。第3次膜の構造(イボ状構造)は上述のように電子顕微鏡的研究によつてはじめて発見された特異構造であり、針葉樹材の分類上からも重要な意義をもっており、筆者らの研究においても特に力をいれた問題の1つであるから、その詳細については章を改めて詳述することとし、ここでは第3次膜(イボ状構造)の存在することについてのみ簡単に述べるにとどめる。

Phot. 42 および **43** はいずれもスギ材のレプリカ写真であつて、春材仮導管の構造を示すものであるが、エゾマツ材の仮導管のルーメンサイド(Phot. 12 および 23)にみられるようなマイクロフィブリル構造は認められず、粒状の特異構造が存在していることがわかる。またこのような特異構造の存在は、重孔紋の輪帯表面においてもみられる(**Phot. 44**)。すなわち第3次膜はこのような特異な形態を示す構造

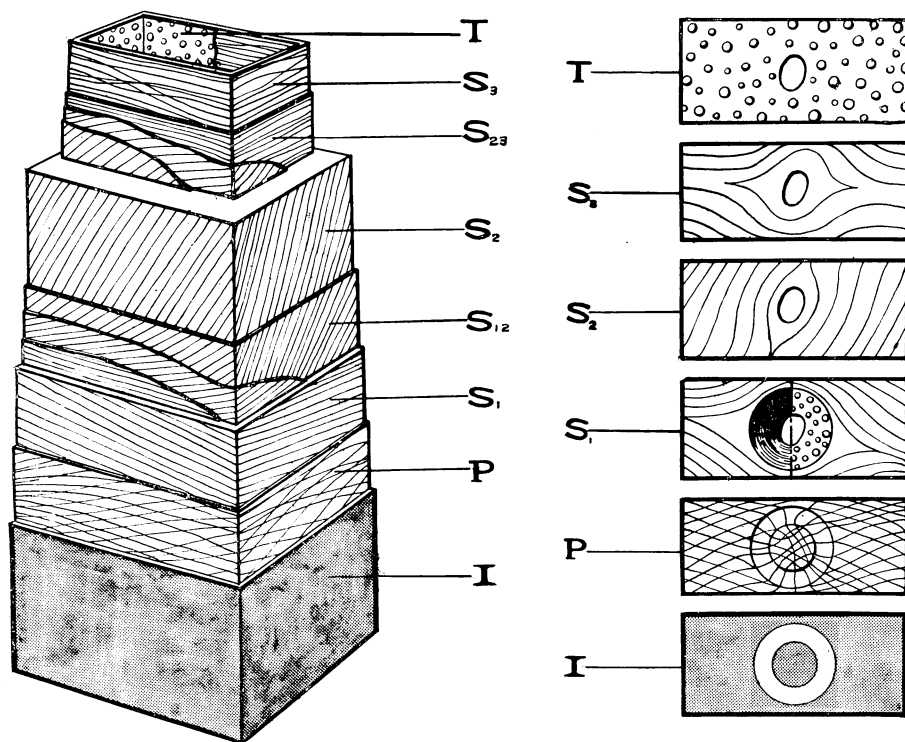


Fig. 3 針葉樹材仮導管の細胞膜構造特に各膜層におけるマイクロフィブリル排列の模型図
I—細胞間層, P—第1次膜, S₁—第2次膜外層, S₁₂—第2次膜外・中移行層, S₂—第2次膜中層,
S₂₃—第2次膜中・内移行層, S₃—第2次膜内層, T—第3次膜(イボ状構造)

A model picture on the microfibrillar orientation in the different cell wall layers of a softwood tracheid.

I—The intercellular layer, P—The primary wall, S₁—Outer layer of the secondary wall, S₁₂—Veering layers between outer layer and central layer of the secondary wall, S₂—Central layer of the secondary wall, S₂₃—Veering layers between central layer and inner layer of the secondary wall, S₃—Inner layer of the secondary wall, T—The tertiary wall (The wart-like structure).

Table 1. 針葉樹材仮導管の細胞膜のマイクロフィブリル排列
Microfibrillar orientation in the cell wall of a normal softwood tracheid

膜・層 Walls and layers	孔紋のない部分 Unpitted wall	孔紋およびその周辺部 Pitted wall
細胞間層 (I) Intercellular layer.	等方質 Amorphous	トールスにのみ存在, 等方質 Amorphous. Presence only in the torus of the pit membrane.
第1次膜 (P) Primary wall.	主方向はほぼ直角, 網目状構造 Approximately transverse to tracheid axis. Net-work structure.	トールスでは網目状構造, マルゴでは放射交差状構造 A net-work structure in the torus and the radially-crossed structure in the margo, of the pit membrane.
第2次膜外層 (S ₁) Outer layer of the secondary wall.	直角または緩傾斜, 横巻き構造 Transverse or a large angle to tracheid axis. Flat-helix structure	輪帯では円状, 円辺では紡錘状構造 Spindle-like structure save for the pit border. Circular in the pit border.
第2次膜外, 中移行層 (S ₁₂) Veering layers between outer and central layer of the secondary wall.	順次傾角移行, 走向交差, 移行構造 Veering step by step. Crossing the running direction. Veering structure.	
第2次膜中層 (S ₂) Central layer of the secondary wall.	急傾斜, 螺旋構造 (最厚層) Relatively steep to tracheid axis. Steep-helix structure (Thickest layer in the secondary wall).	主方向急傾斜, 紡錘状構造 Spindle-like structure.
第2次膜中, 内移行層 (S ₂₃) Veering layers between central and inner layer of the secondary wall.	順次傾角移行, 走向交差, 移行構造 Veering step by step. Crossing the running direction. Veering structure.	
第2次膜内層 (S ₃) Inner layer of the secondary wall.	主方向はほぼ直角, 横巻き構造, ミクロフィブリルの平行度不良 Transverse or a large angle to tracheid axis. Flat-helix structure. Paralellity of microfibrils is low.	主方向はほぼ直角, 紡錘状構造 Spindle-like structure.
第3次膜 (T) Tertiary wall.	イボ状構造 Wart-like structure.	同 左 Wart-like structure.

が, フィブリル構造をもつ第2次膜内層をおおつて存在しているということができる。

要するに, 第3次膜は仮導管のルーメンサイドの細胞膜上および重孔紋の輪帯表面をおおうフィブリル構造をもたない薄膜と, それが部分的に突出しているイボ状突起とから構成されている特異構造であつて, ある種の針葉樹材の仮導管にのみ存在しているということができる (詳細は第2章において述べる)。

7. 細胞膜構造のモデル⁸⁷⁾

仮導管の細胞膜の構造, 特にその各膜層の区分と各膜層におけるマイクロフィブリルの排列状態については, KERR と BAILEY²⁷⁾, PRESTON²⁹⁾, BROWN と PANSHIN と FORSAITH³⁰⁾, 筆者らのうちの1人原田と貴島と梶田³⁹⁾, WARDROP⁴⁸⁾ および MEIER⁵⁰⁾ によつて模型図が提案された。しかしながら KERR と BAILEY²⁷⁾ から, 筆者らのうちの1人原田と貴島と梶田³⁹⁾ までによつて提案された模型図は光学顕微鏡やX線廻折の研究の結果によるものであつて, まだ補足されるべき点が多かつた。また WARDROP⁴⁸⁾, MEIER⁵⁰⁾ の模型図は電子顕微鏡的研究の結果をも考慮にいたしたものではあるが, その2, 3の構造については疑問の点があり, しかも仮導管の特徴的構造である重孔紋の存在による膜層構造の特異性を加味されたものではなかつた。

ここでは KERR と BAILEY²⁷⁾ 以下諸家の研究を参考とし, 小林と内海²⁵⁾ や上述の筆者らの観察結果に

もについて、仮導管の細胞膜の孔紋のない部分と重孔紋およびその周辺部との構造、特にそのマイクロフィブリルの排列状態に関して、前掲のような模型図を提案する (Fig. 3)。そしてこの模型図の説明を表示すると Table 1 のとおりである。この模型図は正常材の典型的な春材仮導管の中央部付近の細胞膜構造を示すものである。この模型図について付記しなければならぬのは次の 3 点である。

1) 第 2 次膜の外層 (S_1) と中層 (S_2) および中層 (S_2) と内層 (S_3) との間に、移行層 (S_{12} および S_{23}) が存在する。これらの移行層はすでに述べたように同一傾角や同一走行方向のマイクロフィブリル排列をもつた単一のラメラではなく、マイクロフィブリルの排列傾角や走行方向を異にするきわめて薄いいくつかのラメラからなるものであるが、図においては便宜上 3 つの層のみを描き、 S_{12} および S_{23} 層とした。

2) 第 2 次膜内層における個々のマイクロフィブリル排列の平行度は、外層や中層のそれに比較してかなり悪い。

3) 第 3 次膜は樹種によつて存在するものと存在しないものがあるが、ここでは存在する樹種を対象として描いた。また第 3 次膜は重孔紋の輪帯表面にも存在するのであるが、輪帯表面における第 2 次膜外層の構造をも示すために両者の構造を同時に示した。

第 3 節 射出線細胞の細胞膜の構造

1. ま え が き

射出線細胞は針葉樹材中に存在する貯蔵組織の 1 つであるが、針葉樹材を構成する要素としては量的にすこぶる少なくわずかにその 2~4% を占めるにすぎず、その 90% 以上を占める仮導管に比較すると量的にはとるにたらずほど少量である。それゆえに、針葉樹材の細胞膜構造の研究も従前から仮導管の細胞膜にその主力が集中されており、射出線細胞の細胞膜の構造についてはほとんど注意がむけられなかった。しかしながら、その材中に占める量はたとえ少なくとも、射出線細胞の針葉樹材中における排列状態をみると、その 90% を占める仮導管が木材の幹軸方向に平行に排列しているにもかかわらず、射出線細胞のみがこれらの仮導管に対して直角方向に、しかも横断面でみると放射方向に排列しているという点において特徴を示すものである。このような細胞排列をもつ射出線細胞は、針葉樹材の物理的、機械的性質にもなんらかの影響をもたらすものと推定される。ところで、木材の最も顕著な物理的性質の 1 つとして水分の吸脱による異方性変形の現象があることはすでに述べたが、その原因の 1 つとしてまた射出線細胞の牽制作用が論ぜられてきた⁸⁸⁾⁸⁹⁾⁹⁰⁾⁹¹⁾⁹²⁾⁹³⁾⁹⁴⁾。射出線細胞の存在が木材の横断面における収縮、膨張の異方性の大きな原因の 1 つであるかどうかという点に関しては論議のわかれるところであるが⁹⁵⁾、それはともかくとして、その一因としての可能性が論議されている以上、射出線細胞の細胞膜の構造を明らかにしておくことは必要なことと思われる。

針葉樹材の射出線細胞の細胞膜の構造については、TUSZON⁹⁶⁾によつてまず研究されたが、彼は解離した細胞の細胞膜中に螺旋状の破壊面を観察し、これは細胞膜中に螺旋状のミセル排列の存在する証拠であると考えた。また RITTER と MITCHELL⁹⁷⁾、GROSS と CLARKE と RITTER⁹⁸⁾ は広葉樹材の射出線細胞について、光学顕微鏡や X 線廻折的研究によつて TUSAN⁹⁶⁾と同じ結論に達した。その後 WARDROP と DADSWELL⁹⁹⁾ は、X 線廻折、偏光顕微鏡、顕微化学等の諸方法の併用によつて、主として広葉樹材、わずかに 1 樹種の針葉樹材の射出線細胞の細胞膜構造について研究を行い、細胞膜は第 1 次膜と第 2 次膜とに区分されるが、第 1 次膜は仮導管の細胞膜の場合と同じく細胞の長軸方向に対してほぼ直角の主方向をも

つミセル排列をもち、第2次膜では螺旋状のミセル排列をもっているが、そのミセルの排列傾角は細胞の長軸方向に対して $30\sim 60^\circ$ であると報告している。このように針葉樹材の射出線細胞の細胞膜に関する研究は特に少なく、しかも行われた研究はいずれも光学顕微鏡的研究のみであつて電子顕微鏡的な研究は行われていなかった。

本節においては、射出線細胞のうち射出柔細胞の細胞膜の構造、特に膜層中のマイクロフィブリルの排列について行つた研究結果をとりまとめて記述する。

2. 試料の作製

1) 供 試 材

スギ (*Cryptomeria japonica* D. Don) 宮崎県産 樹令 45 年

ヒノキ (*Chamaecyparis obtusa* S. et Z.) 長野県産 樹令 250 年

アカマツ (*Pinus densiflora* S. et Z.) 鹿児島県産 樹令 100 年

エゾマツ (*Picea jezoensis* Carr.) 北海道産 樹令 93 年

以上の各材は、当场木材部木材材料強度研究室において、強度試験用材として採取された正常材であるが、これらの気乾材の材片からは $1\times 1\times 1.5\text{ cm}$ のブロックを2方柱木取として作製した。これとは別に、強度研究室において横引張試験によつて破壊したヒノキ材の材片の一部をも用いた。

レプリカ作製のためには、木材の次のような表面を用いた。

i) 人工的破壊および乾燥による自然破壊によつて得られた裂開面(柾目面)：木材の縦方向の裂開面には射出線細胞の存在が肉眼またはミクロ的によく観察されているから、このような裂開面においては射出線細胞の細胞膜の構造をとらえることができるであろうと予想して選んだ。

ii) 横引張試験によつて破壊して得た裂開面(柾目面)：沢田¹⁰⁰⁾ は、木材の細胞長軸(幹軸)方向に対して直角で、かつ板目方向の引張試験においては、その破壊は射出線細胞に沿つて生じやすいということを認めているから、i) と同様に射出線細胞の細胞膜の構造をとらえることができるであろうと推定して選んだ。

iii) 気乾材を蒸煮軟化し、マイクロームで切断作製した厚さ約 $20\sim 40\mu$ の切片の乾燥した表面(柾目面)：射出線細胞の細胞膜中の任意の膜層の構造をとらえるために選んだ。

2) 検鏡用試料の作製

レプリカ法によつたが、この方法は第2節2において述べたものと全く同じである。

3) 検 鏡

第2節2において述べたものと全く同じである。

3. 射出柔細胞の細胞膜の構造^{51), 101), 102)}

針葉樹材の射出線細胞は射出柔細胞と射出仮導管とに区別されるのであるが、前者がすべての樹種の材に存在するのに対し、後者はある樹種には存在しない。また射出仮導管は、その長さが比較的短いという点において普通の仮導管と異なるのであり、射出仮導管としての細胞膜の構造上の特徴も存在するが、一般にその細胞膜の構造は仮導管に準ずるものと考えられる。それゆえに本項においては、針葉樹の全樹種の材に共通して存在する射出柔細胞の細胞膜の構造についてのみ記述する。

すでに述べたように針葉樹材の射出柔細胞の細胞膜の構造に関する研究はきわめて少なく、WARDROP と DADSWELL⁹⁹⁾ の光学顕微鏡やX線廻折的研究によつてやつと体系づけられた。本項においては、かれ

らの研究結果を基礎として、電子顕微鏡的な観察結果を考察してゆくこととする。

1) 第 1 次膜の構造

WARDROP と DADSWELL⁹⁹⁾ は *Tsuga canadensis* CARR. 材の射出柔細胞の細胞膜の偏光顕微鏡的研究の結果、第 1 次膜は射出柔細胞の長軸方向に対してほぼ $80\sim 90^\circ$ のミセルの排列方向をもっていると報告しているが、これはミセル排列の主方向を意味するものと思われる。なぜなら第 1 次膜は、柔細胞の場合においても一般的にいわれる網目状構造を呈すると考えられるからである。

Phot. 45 はアカマツ材のレプリカ写真であるが、裂開証目面に軽度の脱リグニン処理を施した表面から得たものである。この写真は射出柔細胞の第 1 次膜の構造を示すものと判定される。その理由は、写真の右下端(矢印)の部分にみられる弧状の帯は仮導管との間に形成される単孔紋対のいわゆる窓状単孔紋(windowlike simple pit)の孔紋口の刻印されたものであり、この孔紋口をおおつて存在する射出柔細胞側の細胞膜であつて、そのマイクロフィブリル排列の特異性から推定されることによる。Phot. 45 から、第 1 次膜では個々のマイクロフィブリルの平行度はきわめて悪く、これらは互に不規則に網目状に編まれておりいわゆる網目状構造であることが認められる。WARDROP と DADSWELL⁹⁹⁾ によると、リグニンは第 1 次膜に主として存在するとされているが、ここでは軽度の脱リグニン処理によつて、マイクロフィブリル排列の網目状構造が鮮明にあらわされたものと思われ、素材(未処理材)においてはこれらのマイクロフィブリルは、介在物によつて強度に包埋されているものと推定される。個々のマイクロフィブリルはこのようにいわゆる網目状構造をもっているのであるが、マイクロフィブリル排列の主方向は細胞の長軸方向に対してほぼ直角であるとはいえない。

以上の観察および考察の結果、第 1 次膜はいわゆる網目状構造をもっている。そして個々のマイクロフィブリルは相互に変化してあらかう編まれているが、マイクロフィブリル排列の主方向は存在しない。またこれらのマイクロフィブリルは介在物によつて強度に包埋されているものと推定される。

2) 第 2 次膜の構造

WARDROP と DADSWELL⁹⁹⁾ は、解離した射出柔細胞の縦断した一側の細胞膜の偏光顕微鏡による消光角や腐朽菌によつて生起した細胞膜中の腐朽穿孔の走向状態等から、細胞膜全体の平均的な、また細胞膜全体を支配する最厚層のミセル排列の射出柔細胞の長軸方向に対する傾角として $30\sim 60^\circ$ の値を得ている。

Phot. 46 はエゾマツ材のレプリカ写真であるが、射出柔細胞のルーメンサイドおよびその膜層が剥がれて現われた第 2 次膜の構造を示すものと判定される。その理由は、この写真は縦断した射出柔細胞をそのルーメン側からみたものといえるからである。この写真には、射出柔細胞の長軸方向に対して約 40° の傾角をもつたマイクロフィブリルの排列が認められるが、これは WARDROP と DADSWELL⁹⁹⁾ のいう第 2 次膜のミセル排列傾角と一致するものである。すなわち、少なくともこのようなマイクロフィブリルの排列傾角をもつた膜層が第 2 次膜中には存在するといえることができる。そしてこのような膜層においては、個々のマイクロフィブリルは比較的良好な平行度をもっているけれども、マイクロフィブリルは顕著に認められないから、これらのマイクロフィブリルは介在物によつてかなり強度に包埋されているものと推定される。ところが次には、Phot. 46 に示されるような傾角をもつマイクロフィブリル排列とは全く別個のマイクロフィブリルの排列をもつ膜層が新たに発見された。**Phot. 47** はこのような膜層の構造を示すものである。Phot. 47 は射出柔細胞の第 2 次膜の構造を示すものと判定されるが、ここではマイクロフィブリルの排列方向は射出柔細胞の長軸方向に全く平行である。この膜層においてもマイクロフィブリルは顕著に認められ

ないから、ミクロフィブリルは介在物によつて強度に包埋されているものと判断される。これと全く同様な膜層の構造はルーメンサイドの膜層が剝離除去されて現われた **Phot. 48** からも確認される。**Phot. 49** はヒノキ材のレプリカ写真であるが、射出柔細胞のルーメンサイドおよびその膜層が剝がれて現われた第2次膜の構造を示すものと判定される。ここには **Phot. 47** および **48** に示したような射出柔細胞の長軸方向に対して約 40° のミクロフィブリルの排列傾角をもつ膜層 (a) と同じく柔細胞の長軸方向に全く平行なミクロフィブリル排列をもつ膜層 (b) との2つの膜層の存在が同時に認められる。以上の観察によつて射出柔細胞の第2次膜は、WARDROP と DADSWELL⁹⁹⁾ によつて指摘されたような膜層のほか、その細胞の長軸方向に全く平行なミクロフィブリル排列をもつ膜層の存在が確認された。

ところが、さらに特筆すべきルーメンサイドにおける新しい膜層構造の発見について述べなければならぬ。筆者らは最初の研究においては、第2次膜は上述のような異なるミクロフィブリルの排列傾角をもつ2つの膜層の構造のみを確認していたにすぎなかつたのであるが、それは射出柔細胞のルーメンサイドが細胞内容物の堆積被覆によつて、そのミクロフィブリル構造が確認されなかつたことによるものである。既往の研究によると、射出柔細胞は辺材では原形質を含み心材では通常暗色の内容物を含むとされている。**Phot. 50** はスギの、**Phot. 51** はヒノキの、**Phot. 52** はエゾマツのそれぞれ辺材の、また **Phot. 53** はヒノキの心材の、いずれも射出柔細胞のルーメンサイドの構造を示すものと判定されるが、細胞膜の内壁面は内容物でおおわれていると推定される。一般に心材ではその表面は平滑であるが、辺材では粒状の構造が認められるから、これは原形質等が乾燥凝固したものかもしれない。ところが、その後の観察の結果として **Phot. 54** が得られたのである。**Phot. 54** は **Phot. 50** と同様に射出柔細胞のルーメンサイドの構造を示すものであるが、写真の下部分 (S) には **Phot. 50** にみるような内容物が存在せず、ミクロフィブリル構造が認められるということである。そしてこれと全く同様な構造は **Phot. 55** においても確認されるのであるが、**Phot. 55** においても射出柔細胞のルーメンサイドにはミクロフィブリル構造をもつ膜層が存在するということが明らかになつた。すなわち、射出柔細胞のルーメンサイドに新たに1つの膜層の存在が発見されたということができる。**Phot. 54** および **55** に示すように、この膜層においては個々のミクロフィブリルはかなり顕著に認められるのであるが、その平行度は悪く、著しく不規則に網目状に編まれており、第1次膜に似た構造をもっている。そのミクロフィブリル排列の主方向は射出柔細胞の長軸方向にほぼ平行である。

以上の観察によつて、射出柔細胞の細胞膜の第2次膜には、すくなくとも3つの膜層、すなわち射出柔細胞の長軸方向に平行なミクロフィブリル排列をもつ膜層、射出柔細胞の長軸方向に対して約 40° のミクロフィブリル排列をもつ膜層および射出柔細胞の長軸方向に対してその排列の主方向は平行であるが、平行度のわるい不規則なミクロフィブリル排列構造をもつ膜層の存在を確認することができた。そして細胞の長軸方向に対して約 40° のミクロフィブリルの排列傾角をもつ膜層は、WARDROP と DADSWELL⁹⁹⁾ による第2次膜の平均的なミセル傾角とほぼ一致するから、このようなミクロフィブリルの排列傾角をもつ膜層は第2次膜の性質を支配する最厚層といえるかもしれない。しかしながらこの点については今後の研究にまたねばならぬ。

以上の観察および考察の結果、射出柔細胞の細胞膜は第1次膜と第2次膜とからなり、第2次膜はさらに3つの膜層に区分されることが明らかとなつた。すなわち第1次膜はいわゆる網目状構造をもっており、第2次膜は射出柔細胞の細胞の長軸方向に対して平行なミクロフィブリル排列傾角をもつ膜層、約 40°

の傾角をもつ膜層および不規則に編まれたマイクロフィブリル構造をもつ膜層の 3 つからなっている。

第 4 節 アテ材 (compression wood) の細胞膜の構造

1. ま え が き

アテ材 (compression wood) は、針葉樹材において樹木の成長が一側的にかたよる、いわゆる偏心成長に際し成長のかたよる側 (すなわち樹幹においては傾斜した樹幹の下側) に生ずる異常の材である。アテ材は種々の点で正常材と異なる性質をもっており、木材不均質の原因をなすから利用上重大な欠点の 1 つに数えられている。このような利用上の欠点となるアテ材の異常な性質は、アテ材の細胞構造特に仮導管の細胞膜の構造が正常材のそれに比較して特異であることによるものと考えられるから、仮導管の細胞膜の構造を明らかにすることは必要なことと思われる。

アテ材 (compression wood) の仮導管の細胞膜の構造に関しては、HARTIG¹⁰³⁾ にはじまり多くの研究がなされたのであるが、PILLOW と LUXFORD¹⁰⁴⁾、MÜNCH¹⁰⁵⁾、兼次¹⁰⁶⁾、尾中¹⁰⁷⁾、¹⁰⁸⁾ は光学顕微鏡による研究の結果、アテ材の仮導管はその横断面における形がほぼ円形となり、隣接する仮導管相互間に細胞間隙を生じ、仮導管の細胞膜は特に厚く、かつ横断面上の第 2 次膜に放射方向に多数のさけめがみられ、これは縦断面において上下に螺旋状に伸びていることが明らかにされた。また DADSWELL と HAWLEY¹⁰⁹⁾、BAILEY と KERR¹¹⁰⁾、DADSWELL と ELLIS¹¹¹⁾ は顕微化学的研究によつて、アテ材は正常材に比してリグニン量多くセルローズ量が少なく、かつアテ材の仮導管の細胞膜中におけるリグニンの分布は放射状構造をなすとし、さらに WARDROP と DADSWELL¹¹²⁾ は偏光顕微鏡の十字ニコル下の観察の結果、アテ材仮導管の細胞膜の第 2 次膜は、そのミセルが仮導管の長軸方向に対して著しく緩に傾斜して排列している外層と、比較的急な傾斜 (約 40°) で排列している内層とよりなるとし、細胞膜構造の模型図を提案している (WARDROP, DADSWELL¹¹²⁾; Fig. 1)。しかしながら、電子顕微鏡によつてこのようなアテ材仮導管の細胞膜構造に関する研究はまだ行われていなかった。

本節においては、2, 3 の針葉樹のアテ材について、その仮導管の細胞膜の構造特にそのマイクロフィブリルの排列状態について電子顕微鏡的な観察を行い、光学顕微鏡的研究によつて得られた結果を検討したので、その研究結果をとりまとめて記述する。

2. 試料の作製

1) 供 試 材

ヒノキ (*Chamaecyparis obtusa* S. et Z.) 当場浅川分室見本林産 樹令 21 年

アカマツ (*Pinus densiflora* S. et Z.) 当場浅川分室見本林産 樹令 26 年

エゾマツ (*Picea jezoensis* CARR.) 北海道産 樹令 93 年

以上の各材はいずれも顕著なアテ材 (compression wood) を含むものである。以上の各材の気乾材から、アテ材の部分を含むようにはば 1×1×1.5 cm のブロックを 2 方桎木取として作製した。またパルプ作製のためにはアテ材の部分から 0.2×3×10 cm の削片を作製した。

レプリカ作製のためには木材の次のような表面を試片として用いた。

i) 人工的に破壊して得た裂開面 (桎目および板目面) : 木材の縦方向の裂開は仮導管相互間の細胞間層または仮導管の細胞膜中細胞間層に近い部分において生起することが予想されるから、仮導管の細胞間層に近い膜層の構造をとらえるために選んだ。

ii) 気乾材を蒸煮軟化し、ミクロトームで切断作製した厚さ約 20~40 μ の切片の乾燥した表面(木口、柀目および板目の各面): 仮導管の細胞膜中の任意の膜層およびルーメンサイドの膜層の構造をとらえるために選んだものである。

iii) サルフェイトパルプの仮導管の表面: サルフェイト法 (NaOH 52 g/l, NaSO₂ 21 g/l, 硫化率 30 %, 150°C 5 hs.) で蒸解し未漂白のものを蒸留水でよく洗滌し、これを軽くたたいて得た仮導管を乾燥したものであつて、これは仮導管の細胞膜の最外層である第 1 次膜の構造をとらえるために選んだ。

2) 検鏡用試料の作製

いずれもレプリカ法によつたのであるが、素材(未処理材)片のレプリカ作製方法は第 2 節 2 において述べたものと全く同じであるが、パルプのレプリカ作製のためにはコロジオン 1 段法⁵⁶⁾を用いた。

3) 検 鏡

第 2 節 2 において述べたものと全く同じである。

3. アテ材仮導管の細胞膜の構造^{51) 113)}

1) 第 1 次膜の構造

Phot. 56 はアカマツパルプのレプリカ写真であるが、アテ材仮導管の第 1 次膜の構造を示すものと判定される。その理由は、この試料はアカマツアテ材のサルフェイトパルプから得られたものであり、しかも未漂白であるから仮導管の細胞膜の最外層と推定されることによる。第 1 次膜においては個々のマイクロフィブリルの平行度は著しく悪く、それらは相互に不規則に編まれており、正常材の仮導管の第 1 次膜と全く同様ないわゆる網目状構造を示している。個々のマイクロフィブリルの排列状態は不規則であるが、マイクロフィブリルの平均的な排列方向すなわち主方向は仮導管の長軸方向に対してはほぼ直角であり、WARDROP と DADSWELL¹¹²⁾ の推定を確認することができた。**Phot. 57** はアカマツアテ材のレプリカ写真であるが、仮導管の第 1 次膜の構造を示すものと判定される。**Phot. 57** においては、**Phot. 56** に見られるような不規則な排列状態をもつマイクロフィブリル構造がかすかに認められるのであるが、これは **Phot. 56** にみられたようなマイクロフィブリルが介在物によつて強度に包埋されていることを物語るものと推定される。このような裂開面において第 1 次膜の構造をとらえることは正常材の場合にはすこぶるまれであるのに反し、アテ材の場合においては比較的得やすいのであるが、これはアテ材の第 1 次膜が正常材のそれに比較してその厚さが大であることによるものと思われる。

以上の観察および考察の結果、アテ材仮導管の第 1 次膜の構造に関しては、既往の光学顕微鏡的研究の結果を確認実証した。すなわち、個々のマイクロフィブリルの平行度は著しく悪くかつ不規則に編まれており、いわゆる網目状構造をもっているが、マイクロフィブリル排列の主方向は仮導管の長軸方向に対してはほぼ直角である。また、これらのマイクロフィブリルは介在物によつて強度に包埋されているものと推定される。

2) 第 2 次膜の構造

尾中^{107) 108)}、WARDROP と DADSWELL¹¹²⁾ によると、アテ材仮導管の第 2 次膜は外層と内層との 2 つからなり、正常材仮導管におけるように外、中および内の 3 層には区分されない。そしてアテ材仮導管の第 2 次膜内層というのは正常材仮導管における第 2 次膜の中層に相当するものであるとしている。

a) 外 層

Phot. 58 はアカマツアテ材のレプリカ写真であるが、第 2 次膜外層の構造を示すものと判定される。すなわち第 2 次膜外層においては、個々のマイクロフィブリルは第 1 次膜に比してやや顕著に認められる

が、その平行度はかなり良好であつて仮導管の長軸方向に対して約 $70\sim 90^\circ$ の傾角をもつて排列している。すなわち、このような第 2 次膜外層におけるマイクロフィブリルの排列状態は、正常材仮導管の第 2 次膜外層のそれとほぼ一致するものである。

b) 内 層

アテ材仮導管の細胞膜は、その最厚層である第 2 次膜内層に横断面でみると放射状の、縦断面でみると螺旋状のさけめが存在していること、および正常材における第 2 次膜内層に相当する膜層を欠くという、2 つの点において特徴をもつということはすでに述べた。尾中¹⁰⁸⁾ はアテ材の仮導管を縦断し、解離した細胞膜について、偏光顕微鏡によつて消光角を測定した結果、細胞膜の平均ミセル排列傾角は第 2 次膜内層に存在する螺旋状のさけめの方向と全く一致することを認め、このような螺旋状のさけめの方向は細胞膜の最厚層と目される第 2 次膜内層のミセル排列の方向を示すものであると報じた。

Phot. 59 はエゾマツアテ材のレプリカ写真であるが、アテ材仮導管のルーメンサイドすなわち第 2 次膜内層の構造を示すものと判定される。Phot. 59 においては幅約 2μ の帯状の構造が区別されるが、この帯と帯との間の線はレプリカ写真の解釈から凹線と判断され、すなわちこれは上述の螺旋状のさけめに相当するものである。そしてこれらのさけめの線と線との間の帯上にはマイクロフィブリルの存在が認められ、これらのマイクロフィブリルの平行度は比較的良好であつて、マイクロフィブリルの排列の方向は螺旋状のさけめの方向と全く一致している。このような結果は、尾中¹⁰⁷⁾¹⁰⁸⁾ や WARDROP と DADSWELL¹¹²⁾ によつて報じられたような、螺旋状のさけめの方向は第 2 次膜内層のマイクロフィブリル排列の方向と全く一致するという推定を実証したものといえよう。また Phot. 59 では、個々のマイクロフィブリルは顕著に認められないが、これはマイクロフィブリルが介在物によつて強度に包埋されているものと推定され、正常材仮導管の第 2 次膜中層に比して介在物（リグニン）の量の多いことを示すものであろう。そしてまたアテ材仮導管のルーメンサイドには、正常材仮導管に存在しているいわゆる横巻き構造の第 2 次膜内層は存在しないことも確認された。しかしながら第 2 次膜の 2 つの膜層間には、正常材仮導管にみられるような移行構造が存在するかどうか、ということについては今後の研究にまたねばならない。

以上の観察および考察の結果、アテ材仮導管の第 2 次膜には、すでに光学顕微鏡の研究によつて推定されていた構造が明らかに存在するということが確認された。すなわち外層では、マイクロフィブリルは仮導管の長軸方向に対して緩傾斜の排列構造いわゆる横巻き構造をもっており、また内層では仮導管の長軸方向に対して約 40° の傾角をもつて排列しており、内層におけるマイクロフィブリルの排列の主方向は螺旋状のさけめの方向と全く一致している。

3) 第 3 次膜の構造（イボ状構造）

ある樹種の正常材仮導管のルーメンサイドには、粒状の特異構造すなわちいわゆるイボ状構造の存在が電子顕微鏡的研究によつて明らかにされたことについては第 2 節 6 において述べたのであるが、このような構造がアテ材の仮導管のルーメンサイドに存在するものであるかどうかということはさぶる興味ある問題と考えられた。

Phot. 60 はアカマツアテ材のレプリカ写真であるが、アテ材仮導管のルーメンサイドの構造を示すものと判定される。ルーメンサイドには Phot. 59 に示されるような螺旋状のさけめが明りようにみられるのであるが、このようなさけめとさけめとの間の帯状の部分にはマイクロフィブリル構造は認められないで粒状の特異な構造が存在するということである。このような特異構造は第 2 節 6 (Phot. 42) において述

べた第3次膜の構造と全く一致するものであつて、アテ材仮導管の場合においても第3次膜（イボ状構造）が存在することが明らかとなつた。なお **Phot. 61** に示されるように、このような第3次膜の下側（細胞間層側）には第2次膜内層の構造の存在がみとめられるから、第3次膜はアテ材仮導管の場合においても第2次膜の内層（正常材仮導管では中層に相当する）をおおつて存在することが明らかとなつた。

すなわち第3次膜は、アテ材の場合においても特異構造として、ある樹種の針葉樹材の仮導管のルーメンサイドに存在することが明らかになつた。

以上の結果を要約すると、アテ材仮導管の細胞膜には既往の光学顕微鏡的研究の結果推定されていた構造の存在することを可視化実証した。すなわち、これらの結果を正常材仮導管の細胞膜の構造と比較すると、アテ材は第2次膜の最内部の膜層（横巻き構造をもつ）を欠き、しかも最厚層である第2次膜内層に螺旋状のさけめをもつという点において特徴があるといえる。

第5節 要 約

本章において得られた結果を要約すると次のとおりである。

1. 仮導管の細胞膜の構造特にそのミクロフィブリルの排列を主としてレプリカ試料について観察した結果

1) 既往の光学顕微鏡（偏光顕微鏡を含む）的研究によつて大体推定されていた構造の存在すること、特に第2次膜の孔紋およびその周辺部の構造を可視化実証した。

すなわち第1次膜では、ミクロフィブリルはいわゆる網目状構造をもっており、第2次膜の外、内両層ではミクロフィブリルは仮導管の長軸方向に対してほぼ直角（80～90°）の排列傾角をもつて排列している、いわゆる横巻き構造をもっており、また中層ではミクロフィブリルは仮導管の長軸方向に対して比較的急な排列傾角（10～30°）をもっている。ミクロフィブリルの平行度は中層で最も良く、外層でもかなり良いが、内層では著しく悪い。さらに孔紋およびその周辺部分についてみると、まず第2次膜外層ではいわゆる横巻き構造のミクロフィブリルが重孔紋の輪帯表面を周回して偏異し、ふたたび合一する排列をもっているが、輪帯表面ではいわゆる円状構造をもっている。次に中層では、仮導管の長軸方向に対して比較的急な傾角をもつて排列しているミクロフィブリルが、主方向としてはそのような排列傾角をたもちながら孔紋口の周辺で周回偏異し、ふたたび合一する排列をもっているが、特にこのような孔紋口や射出柔細胞との間に存在する半重孔紋対の仮導管側の孔紋口の長径の方向は、中層のミクロフィブリル排列の主方向とほぼ一致している。最後に内層では、いわゆる横巻き構造のミクロフィブリルが、孔紋口の周辺で周回偏異してふたたび合一するのであるが、この場合には孔紋口の周辺でその走行方向を逆転している。なお射出柔細胞との間に形成される半重孔紋の凸レンズ状孔紋口の部分においては、局部的にミクロフィブリルは偏異排列している。

2) 第2次膜におけるラメラの移行構造については、小林と内海²⁶⁾の研究結果を確認するとともに、さらにその見解を発展させた。すなわち第2次膜の外、中および内の各層はそれぞれ同傾角、同走行方向のミクロフィブリル排列をもつラメラからなるが、外層から中層へ、また中層から内層への各層間においては、ミクロフィブリルはその排列傾角を順次変化するのみでなく、ついにはその走行方向が逆転するにいたるラメラが存在する。そして外、中および中、内の各層間ではそのミクロフィブリル排列の走行方向は交差しており、中層は第2次膜中の最厚層である。

3.) 第3次膜は、仮導管のルーメンサイドの細胞膜上および重孔紋の輪帯表面をおおうフィブリル構造をもたない薄膜と、それが部分的に突出しているイボ状突起とから構成されている特異構造であることを確認した。

2. 射出柔細胞の細胞膜の構造、特にそのマイクロフィブリルの排列を主としてレプリカ試料について観察した結果

1) 第1次膜はそのマイクロフィブリルはいわゆる網目状構造をもっていることを実証した。

2) 第2次膜は細胞の長軸方向に対して約40°のマイクロフィブリルの排列傾角をもつ膜層の存在するという光学顕微鏡的研究結果を実証するとともに、さらにそのほかに新たに細胞の長軸方向にはほぼ平行なマイクロフィブリル排列をもつ膜層、およびマイクロフィブリルが不規則に編まれた膜層の存在することを見いだした。

3. アテ材 (compression wood) の仮導管の細胞膜の構造特にそのマイクロフィブリルの排列を主としてレプリカ試料について観察した結果

1) 第1次膜および第2次膜各層におけるマイクロフィブリルの排列状態を可視化し、既往の光学顕微鏡的な研究結果を実証した。すなわち第1次膜は、そのマイクロフィブリルは網目状構造をもっており、第2次膜はそのマイクロフィブリルが仮導管の長軸方向に対してほぼ直角の排列傾角をもっている外層と、比較的急な傾斜をもつて螺旋状に排列している内層とからなっている。アテ材の仮導管の細胞膜に特有の螺旋状のさけめの方向は、第2次膜内層のマイクロフィブリル排列の主方向と一致している。

2) アテ材の仮導管にも、ある種の針葉樹材では正常材の仮導管の場合と同じく、そのルーメンサイドに特異構造 (イボ状構造) の第3次膜の存在することを見いだした。