

針葉樹アテ材の電子顕微鏡的観察

Hiroshi HARADA and Yukio MIYAZAKI: Electron-microscopic
Observation of Compression Wood.

農林技官 原 田 浩
農林技官 宮 崎 幸 男

I 緒 言

電子顕微鏡による木材細胞膜の研究は既に Hodge 及び Wardrop¹⁾, 小林及び内海²⁾ 並に上村³⁾ 等によつて行われ注目すべき結果が報じられている。さてアテは樹木の偏心生長に際して生じた異常材であるが其の生成の特異性から夙に仮導管膜構造の研究には好適な対象となつて来た。而して正常材細胞膜の亜顕微鏡的構造が明らかにされ来つた現在, これと対照をなすアテは, 正常材の構造究明上の一過程として当然とりあげねばならぬ問題である。

針葉樹アテ仮導管に関しては R. Hartig⁴⁾ に始まり幾多の研究がなされているが, Pillow 及び Luxford⁵⁾, Münch⁶⁾, 兼次⁷⁾, 尾中⁸⁾ 等は光学顕微鏡による研究の結果, アテの仮導管は横断面の形略々円形となり, 隣接するものとの間の角隅に細胞間隙を生じ, 仮導管の膜は特に厚く且横断面上第2次膜にて放射方向に多数の孔隙が見られ, これは縦断面にて上下に螺旋状に伸びているとしている (Fig. 1)。

又 Dadswell 及び Hawley⁹⁾, Bailey 及び Kerr¹⁰⁾, Dadswell 及び Ellis¹¹⁾ は, 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く且アテ仮導管膜のリグニン分布は放射型構造をなすと記し, 更に Wardrop 及び Dadswell¹²⁾ は偏光顕微鏡の十字ニコル下で観察の結果アテ仮導管の第2次膜はそのフィブリルが細胞長軸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膜構造の模型図を提案している (Fig. 2)。

筆者等は電子顕微鏡によつてヒノキ, アカマツのアテ仮導管膜の構造, 主としてそのフィブリル排列の状態について若干の観察結果を得たので報告する。

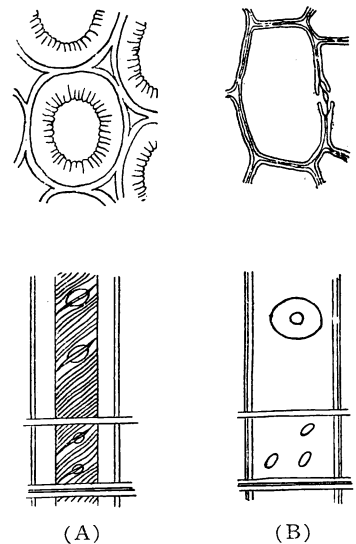


Fig. 1

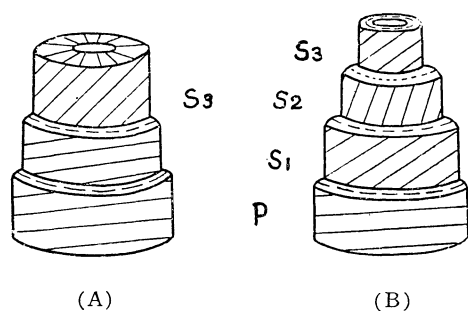


Fig. 2

とを特記し深謝する。

本研究に当り御指導を賜わつた齊藤部長を初め小倉、米沢、上村、小林、和田の各技官、京大化研小林助教授及び内海氏、並に慶応大学電子顕微鏡室の渡辺講師、串田、高橋、岩田の各氏に、又試料の採取に援助を頂いた草下、小山両技官に深謝する。尙写真中の一部は慶応大学並に島津製作所の御厚意により撮影したものであること

Ⅱ 試料の調製

供試材は林業試験場浅川分室見本林内にて採取し、ヒノキは樹令 21 年、樹高 6m、胸高径 15cm のものを地上高 0.3m の部分にて、又アカマツは樹令 26 年、樹高 9m、胸高径 20cm のものを地上高 0.3m の部分に於て、夫々アテの部分の顕著なものを選んだ。

試験片はアテの部分を含む 1 辺約 1cm の立方体に切り取り蒸和罐で煮て横、縦の三断面をマイクロームで平滑に削り取り気乾状態とした。レプリカはメチルメタアクリル—Al 2 段法を用い Cr のシャドウイングを施した。

又仮導管の表面を観察するためにはヒノキにはシュルツエ氏液で、アカマツにはクラフトパール法で夫々解離した単繊維を用いコロジウム 1 段法レプリカとし同じく Cr シャドウイングを施した。

Ⅲ 観察結果並に考察

本観察は主としてアテの春材部仮導管について行つたもので、秋材部仮導管については未だ成果を得ていない。以下主として春材仮導管の放射縦断面について述べる。

Fig. 3 はヒノキ、Fig. 4 はアカマツ各々アテ仮導管の内腔に接する膜壁面を示すが、光学顕微鏡で観察された螺旋状孔隙は細胞の長軸に対して約 35° の傾斜をもつ帯状の線として現われる。ヒノキ仮導管の内壁面には正常仮導管の内壁に見られた (Fig. 5) 粒子状構造に似た構造を認めた。併し孔隙部の表面でも特異な状態を見ない。而もアカマツ仮導管ではヒノキ仮導管に比して若干その様相を異にし、粗な表面構造をしている。小林及び内海²⁾、上村³⁾ は正常仮導管に見られるこの構造を第 3 次膜とし、この層は一般にフィブリル状に伸長しないセルローズと変性した蛋白よりなるとしているが、像からはアテ仮導管に見られるものも略々同様なものと考えられる。

Fig. 6 はヒノキ仮導管の内壁面がマイクロームの切削によつて剝がれた部分の状態を示し、

螺旋状の孔隙はここにも見られる。ここに注意すべきは各孔隙間の膜壁にフィブリルの存在が認められることである。そしてこれらのフィブリルは螺旋状孔隙と平行な走向を示している。即ち少なくとも螺旋状孔隙の存在すると言われる第2次膜の内層に限る限り、螺旋状孔隙の方向はフィブリル排列の方向を示すと言いうる。

次に Fig. 7, 8, はヒノキ, Fig. 9 はアカマツ夫々アテ仮導管膜の放射縦断面であつて、明らかに細胞の長軸に対して或傾斜をもつて排列しているフィブリル構造が見られるが、後述の化学的処理によつて木材を解離して得た仮導管の表面に見られる様に、フィブリルが浮上つて顕著に見られないのは未だ相当多量の非セルローズ物質が残存しているためであろうと考えられる。所で図に見られるフィブリルは細胞の長軸に対して著しく緩な傾斜(約 80°)をなして排列しており、これ等のフィブリルの存する層は既に偏光顕微鏡や顕微化学の研究結果、竝に筆者等がシュルツェ氏液で解離して得たヒノキアテ仮導管の表面 (Fig. 10) を観察して得た結果に照合して恐らく第2次膜の外層であろう。而も Fig. 8 では膜層の一部が剥がれ反転している状態が見られ、剥がれた層と元の層と両者の層に於けるフィブリルの排列方向は同じである。これからして、この外層は同じ傾斜で排列しているフィブリルからなる多重層であると推察される。

Fig. 11 はそのフィブリル排列状態が網状構造をなしていて、第2次膜の外層より更に外側の層(第1次膜)の縦断面と見られる。何故ならば Fig. 12, 13 はクラフト法(苛性ソーダ 52 g/l, 硫化ソーダ 21 g/l, 硫化率 30%, 150°C 5 h)で蒸解したアカマツパルプのアテ仮導管の表面で Fig. 12 ではリグニンは未だ相当の量残存していてフィブリル構造の或一面が見られるにすぎぬと推察され、Fig. 13 は網状構造の顕著な部分と未だリグニンに被われている部分とに区別される。何れにせよ仮導管の最外表面という点よりして仮導管の最外層所謂第1次膜と判定した、而して Fig. 9 の構造は極めてこれ等と類似しているからである。そしてこの膜の構造は既にアカマツ正常仮導管について為された小林、内海¹⁰⁾や筆者等が前と同じクラフト法で解離したアカマツ正常仮導管膜の表面の構造 (Fig. 14) と比較してアテ材と正常材とでは差異はない。

次に紋孔部について観るに Fig. 15 はヒノキアテ仮導管の放射縦断面で、第2次膜の外層の構造を示すものと判定する。何故ならば先づヒノキのアテ仮導管の横断切片に就て紋孔部を光学顕微鏡で観察するに Dadswell¹²⁾ の報じている如く螺旋状孔隙は第2次膜の内層迄達しており、外開口はそれより外側に存在し、且又紋孔部周辺のフィブリル排列の傾斜は Fig. 16 に見る如く既述の Fig. 7 と一致するからである。即ち図に見られるように輪帯部ではレンズ状開口を取囲む如きフィブリル排列の構造がうかがわれ、且その周辺部では紡錘形状のフィブリル排列が見られ顕微化学的な研究の結果を確認し得た。正常仮導管の輪帯部と比較して差異はない。但し輪帯内開口附近の構造については未だ明らかにし得ていない。Fig. 17 は Fig.

15 と同様紋孔の輪帯部竝に周辺の構造は第2次膜外層と見られるが、輪帯の中央部に外開口を塞いで特異な構造を見、これは Fig. 18, 19 と共に孔紋膜と推察される。何故ならば兼次¹³⁾によると、『Russow は孔紋膜上に其輪縁部より起り円節に向つて隆起し、放射状をなしている無数の褶を欧州赤松 (*Pinus siluestris*) 及び欧州カラマツ (*Larix europea*) に発見、Wright は之を “Spider-like torus” と呼び、Rutheniumred, Haematoxylin 或は Eosin 等の染色剤にて濃厚に染色されとしているが筆者も邦産モミにて之を観察した (Fig. 20)』としており、筆者等もこれを位相差顕微鏡等によつてアカマツ、ヒノキのアテ仮導管のみでなく正常仮導管にも認めているから孔紋膜と判じて差支えない。

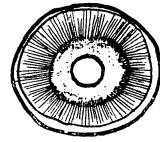


Fig. 20

Bailey¹⁴⁾によると孔紋膜は、細胞分裂により先づ中間層が出来、その上に網状構造の第1次膜が生成されるから孔紋部では第1次膜は孔紋膜上に存在し輪帯部は第2次肥厚膜のみである。さて Fig. 19 によると円節部は網状様構造でその周囲は恰も円節を吊上げているような放射状の褶が認められ、これを既に小林、内海²⁾がアカマツのサルファイトパルプによつて得た正常仮導管表面の孔紋部に認めた放射状のフィブリルの残部と参照考察すると、フィブリルがこの部分で放射状排列をしているものと考えられる。然し乍ら水分の通導に問題となる孔隙の存在やその大きさ等について述べるには未だ資料が足りない。

Fig. 21 はヒノキ正常仮導管の内壁面を示すが紋孔の内開口から見られる構造は円節部であろう。これを上述のアテのと比較して相似た構造が認められる。

Fig. 22 は膜壁の縦断面であるが周囲の構造から推して細胞膜を円形仮導管の切線方向に縦断したものであろう。これで見ると細胞間隙よりすぐ内側の第1次膜と考えられる層と第2次膜外層と考えられる層とがあつて構造上差がある。両層共に粒子状に見えるのはマイクロフィブリルの断面であろう。第1次膜ではその排列状態が不規則であるのは、第1次膜のフィブリル排列が網状構造のためで、又第2次膜ではフィブリル排列が規則正しいため粒子様排列が規則正しいのであろうか。

既述の様にアテの仮導管はその横断面の形円形であつて、その切線縦断膜の構造も略々同様であつた。

次に仮導管の横断面の膜構造であるが、この面はマイクローム切削によつて得た試料の表面の起伏が甚だしく大であるため、僅かに Fig. 23 にヒノキアテ仮導管の像を得たのみである。孔隙が膜壁の内方へ相当の深度で切り込んでいることが解る程度に過ぎない。

以上の結果を総合して考察するに、筆者の観察した範囲内では、アテの春材仮導管膜では、既に偏光顕微鏡や顕微化学的研究の結果より推定されていた構造模型図に該当するフィブリル排列を有する各層が明らかに存在する。但し第1次膜及び第2次膜各層の厚さの比、個々の層中に於けるフィブリル排列の変異に関しては今後の研究に待たねばならぬ。而して小林、内

海²⁾, Hodge, Wardrop¹⁾ 竝に上村¹¹⁾ 等の研究結果より推定される正常仮導管膜の構造とアテのそれとを比較すると、アテが第2次膜の最内部の層即ち内層(正常仮導管膜についていう)を欠くという点を除いては、そのフィブリル排列の状態には両者に本質的な差が認められないと考える。

Ⅳ 要 約

針葉樹(ヒノキ、アカマツ)のアテ春材仮導管膜のレプリカを電子顕微鏡によつて観察した結果、第1次膜竝に第2次膜各層のフィブリル排列傾斜の状態を可視化し、従来の光学顕微鏡による観察結果が概ね妥当であることを認めた。即ち

1. 仮導管の第1次膜に於けるフィブリルは網状構造を呈する。
2. 仮導管の第2次膜はそのフィブリル排列が細胞の長軸に対して著しく緩な傾斜(約80°)をもっている外層と、比較的急な傾斜(約35°)をもっている内層とからなる。而もアテ特有の螺旋状孔隙の走向は内層に於けるフィブリル排列傾斜の方向を示す。
3. 仮導管の内腔に接する壁面は粒子状構造を呈する。
4. 仮導管の紋孔の輪帯部ではレンズ状外開口を取囲く円心円的なフィブリル排列を示し、且その周辺部では紡錘状型の排列を呈する。
5. 両仮導管間に存する孔紋膜では円節を中心とし放射状の褶をなすフィブリル排列の構造を呈する。

引 用 文 献

- 1) Hodge, A. J., and Wardrop, A. B. (1950)—Aus. J. Sci. Res. Series B. Bio. Sci., Vol. 3: 265—269.
- 2) 小林恵之助, 内海暢生 (1951)—電子顕微鏡総合委員会資料, No. 56. 98—100.
- 3) 上村武 (1951)—九大農学部学芸雑誌, Vol. 13, No. 1—4, 225—229.
- 4) Hartig, R. (1901)—'Holzuntersuchungen alles und neues,' Berlin.
- 5) Pillow, M. Y., and Luxford, R. R. (1937)—U. S. Dep. Agric. Tech. Bull. No. 546.
- 6) Münch, E. (1937/38)—Flora (N. S.) 32: 357—424.
- 7) 兼次忠藏 (1930)—青森林友, 182: 21.
- 8) 尾中文彦 (1939)—日本林学会昭和14年春季大会講演集: 578.
- 9) Dadswell, H. E., and Hawley, L. F. (1929)—Industr. Engng. Chem. 21: 973.
- 10) Bailey, I. W., and Kerr, T. (1937)—J. Arnold Arbor. 18 (4): 261.
- 11) Dadswell, H. E., and Ellis, D. J. (1940)—J. Coun. Sci. Industr. Res. 13: 44—54.
- 12) Wardrop, A. B., and H. E. Dadswell. (1950)—Aust. J. Sci. Res. B. 3, 1—13.
- 13) 兼次忠藏 (1931)—日本林学会誌, Vol. 13, No. 4: 243.
- 14) Bailey, I. W., and Kerr, T. (1934)—J. Arnold Arbor. 15: 327.

Résumé

Electron microscopic method has been used in the examination of the earlywood cell wall of Compression Wood tracheids from “HINOKI” (*Chamaecyparis obtusa*) and “AKAMATSU” (*Pinus densiflora*). By the observation of the 1-(collodium, Cr-shadowed) or the 2-(methylmetaacrylate-Al, Cr-shadowed) replica it has shown that the diagrammatic representation of the fibrillar orientation in the primary and the secondary wall of a Compression Wood tracheid presumed by the optical method in the past (for instance Wardrop and Dadswell (1950) etc.) was generally right.

That is—

1) In the primary wall of a tracheid fibrils show the meshlike structure. (Fig. 11, 12, 13.)

2) The secondary wall of a tracheid consists of two layers. In the outer layer of the secondary wall fibrils are inclined at a large angle (about 80°) to the longitudinal axis of a tracheid, and in the inner layer fibrils are inclined at a comparatively smaller angle (about 35°). And in the inner layer of the secondary wall of a tracheid fibrils orient in the same way as the orientation of the marked, longitudinally spiral striations which are characteristic of Compression Wood tracheids. (Fig. 6, 7, 8, 9, 10.)

3) The inner surface of a tracheid wall shows the particle structure. (Fig. 3, 4.)

4) At the pit-border of a tracheid fibrils show a circular orientation and they deflect around the border of pit. (Fig. 15, 16, 17.)

5) In the pit-membrane fibrils orient radially from the torus. (Fig. 18, 19.)

図 版 説 明

- Fig. 1. ヒノキ春材部のアテ (A) と正常 (B) 両仮導管との比較, 上: 横断面, 下: 放射縦断面。
×600 (“HINOKI” (*Chamaecyparis obtusa*). Compression Wood tracheid (A) and normal wood tracheid (B) of earlywood. Transverse section (upper) and radial longitudinal section (lower).).
- Fig. 2. 針葉樹のアテ (A), 正常 (B) 両仮導管膜の構造模型図, P: 第1次膜, S_1 , S_2 , S_3 : 第2次膜の外・中及び内層 (Wardrop と Dadswell (1950) による)。 (Diagrammatic representation of the cell wall organization in a Compression Wood tracheid (A) and a normal wood tracheid (B). P: Primary wall, S_1 , S_2 , S_3 : The outer, the central and the inner layer in the secondary wall. (By Wardrop and Dadswell 1950).).
- Fig. 3. ヒノキアテ春材仮導管の放射縦断面; 内壁面を示す。×6600 (“HINOKI” (*Chamaecyparis obtusa*)—Radial longitudinal section of a earlywood tracheid of Compression Wood showing the inner surface of a tracheid.).
- Fig. 4. アカマツアテ春材仮導管の放射縦断面; Fig. 3 に同じ。×5900 (“AKAMATSU” (*Pinus densiflora*)—Radial longitudinal section of a earlywood tracheid of Compression Wood showing the same structure as shown in Fig. 3.).
- Fig. 5. ヒノキ春材仮導管の放射縦断面; 内壁の粒状構造を示す。×11800 (“HINOKI”—Radial longitudinal section of a earlywood tracheid of normal wood showing the particle structure in the inner surface of a tracheid wall.).
- Fig. 6. ヒノキアテ春材仮導管膜の放射縦断面; 第2次膜内層に於けるフィブリルが螺旋状孔隙に平行排列することを示す。×9600 (“HINOKI”—Radial longitudinal section of a earlywood tracheid of Compression Wood showing the fibrillar orientation of the inner layer in the secondary wall arranged parallel to the helical striations.).
- Fig. 7. ヒノキ, Fig. 6 に同じ; 第2次膜外層に於けるフィブリル 排列を示す。×10200 (“HINOKI”—The same section as shown in Fig. 6. showing the fibrillar orientation of the outer layer in the secondary wall.).
- Fig. 8. ヒノキ, Fig. 6 に同じ; 第2次膜外層に於いて膜の一部が剥がれ反転している状態を示す。×11900 (“HINOKI”—The same section as shown in Fig. 6. showing the stripping and upsetting appearance in a part of wall.).
- Fig. 9. アカマツアテ春材仮導管の放射縦断面; 第2次膜外層に於けるフィブリル 排列を示す。×7700 (“AKAMATSU”—Radial longitudinal section of a earlywood tracheid of Compression Wood showing the fibrillar orientation of the outer layer in the secondary wall.).
- Fig. 10. シュルツエ氏液で解離したヒノキアテ春材仮導管の表面。×10300 (“HINOKI”—The outer surface of a earlywood tracheid of Compression Wood separated by Schultze's macerating mixture.).
- Fig. 11. ヒノキアテ春材仮導管の放射縦断面; 第1次膜に於けるフィブリル 排列を示す。×11300 (“HINOKI”—Radial longitudinal section of a earlywood tracheid of Compression Wood showing the fibrillar orientation in the primary wall.).
- Fig. 12. アカマツのアテクラフトパルプの春材仮導管の表面; 第1次膜の構造を示す。 (“AKAMATSU”—The outer surface of a earlywood tracheid of Compression Wood obtained from Kraft's Pulp showing the fine structure in the primary wall.) ×11500.
- Fig. 13. Fig. 12 に同じ。 (The same structure as shown in Fig. 12.). ×8700

- Fig. 14. アカマツのクラフトパルプの春材仮導管の表面; 第 1 次膜のフィブрил排列を示す。
×10500 (“AKAMATSU”—The outer surface of a earlywood tracheid of normal wood
obtained from Kraft's Pulp showing the same structure as shown in Fig. 13.).
- Fig. 15. ヒノキアテ 春材仮導管の放射縦断面; 紋孔輪帯部 (第 2 次膜外層) を示す。 ×4500
 (“HINOKI”—Radial longitudinal section of a earlywood tracheid of Compression Wood
showing the pit-boder (the outer layer in the secondary wall).)
- Fig. 16. ヒノキ, Fig. 15 に同じ; 紋孔輪帯部周辺に於けるフィブрил排列 (第 2 次膜外層) を
示す。 ×4500 (“HINOKI”—The same section as shown in Fig. 15. showing the fibrillar
orientation about the pit-boder (the outer layer in the secondary wall).).
- Fig. 17. and Fig. 18. ヒノキ, Fig. 15 に同じ; 紋孔輪帯部並に孔紋膜の一部を示す。 ×4900
and ×6800 (“HINOKI”—The same section as shown in Fig. 15. showing the pit-boder
and a part of the pit-membrane.).
- Fig. 19. ヒノキ, Fig. 15 に同じ; 孔紋膜を示す。 ×6200 (“HINOKI”—The same section
as shown in Fig. 15. showing the pit-membrane.).
- Fig. 20. モミの “spider-like torus” (兼次 (1931) に依る)。 (“MOMI” (Abies firma)
showing the spiderlike torus. (By Kaneshi 1931).)
- Fig. 21. ヒノキ春材仮導管の放射縦断面; 内壁並に内開口を示す。 ×10900 (“HINOKI”—
Radial longitudinal section of a earlywood tracheid of normal wood showing the inner
surface and the inner aperture of a tracheid.).
- Fig. 22. アカマツアテ春材仮導管膜の縦断面; 第 1 次膜並に第 2 次膜外層に於けるフィブрил
の横断面を示す。 ×10000 (“AKAMATSU”—Longitudinal section of a earlywood tracheid
showing the transverse section of the fibrils in the primary wall and the outer layer in
the secondary wall.).
- Fig. 23. ヒノキアテ春材仮導管の横断面。 ×3700 (“HINOKI”—Transverse section of a
earlywood tracheid of Compression Wood.).

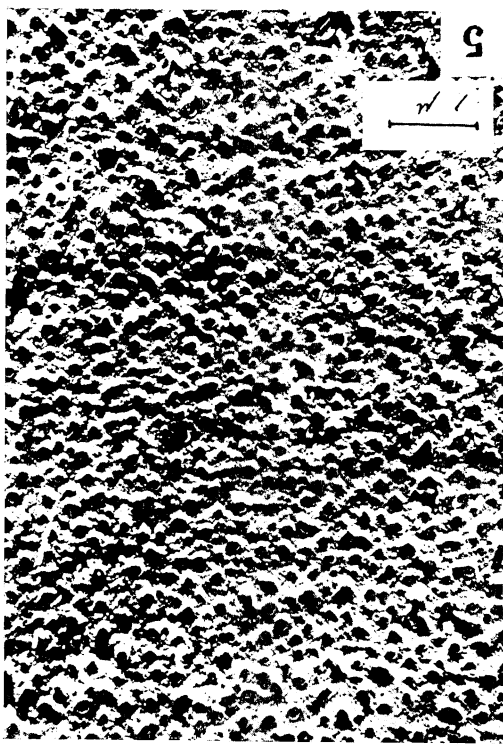
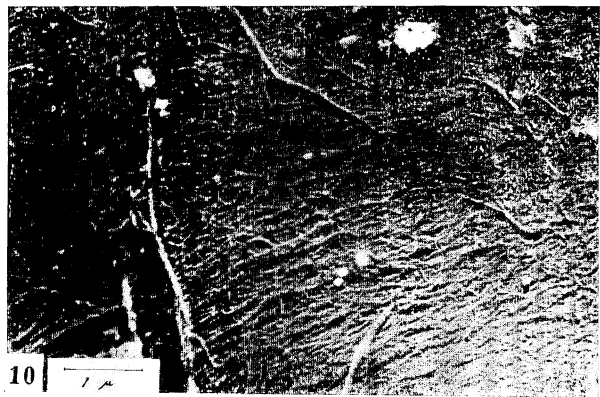
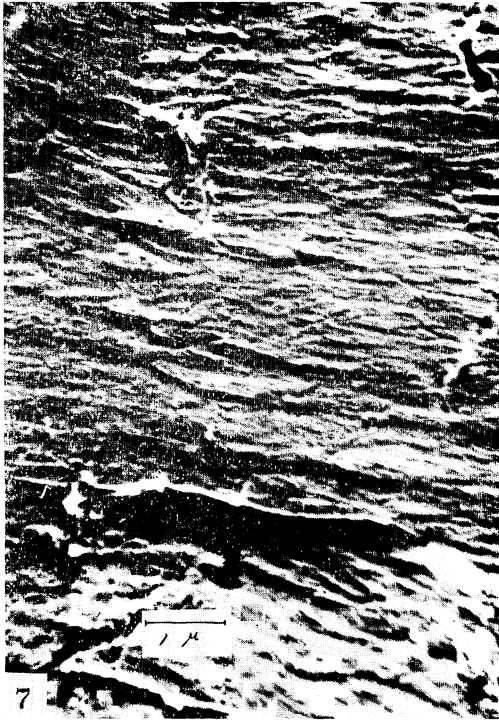


Plate II



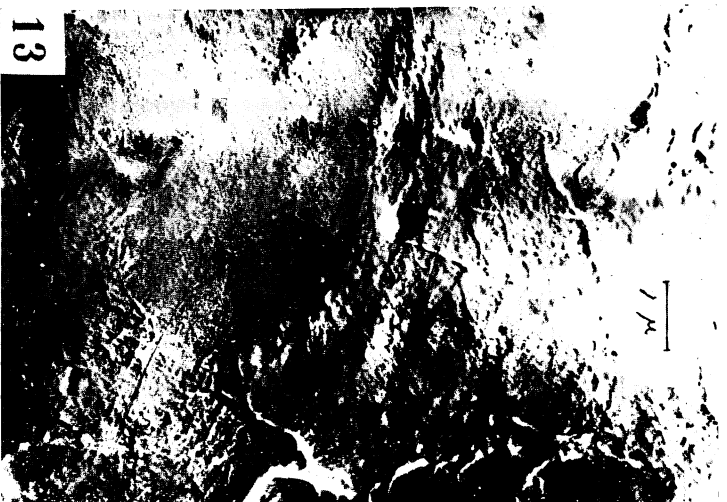
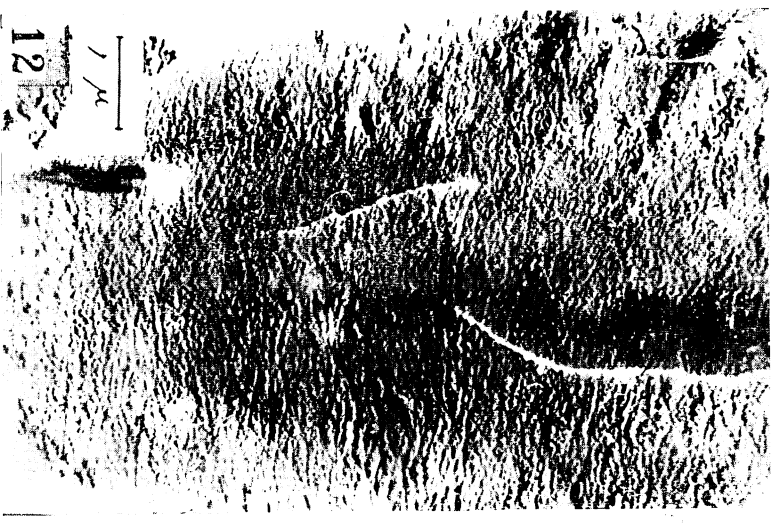
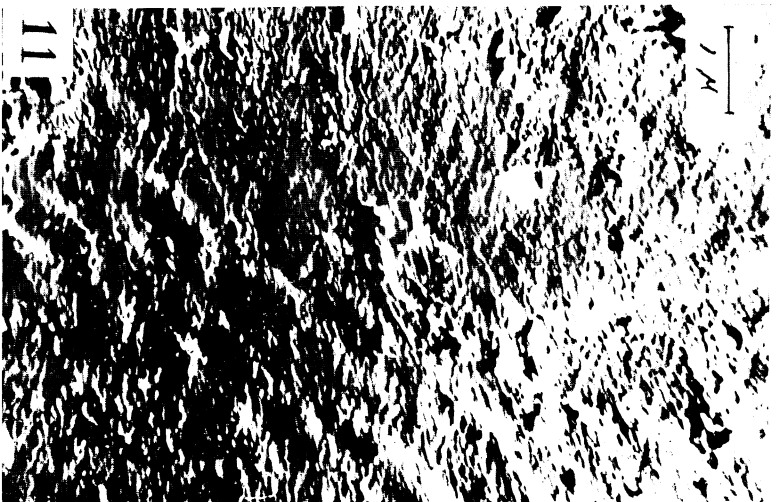
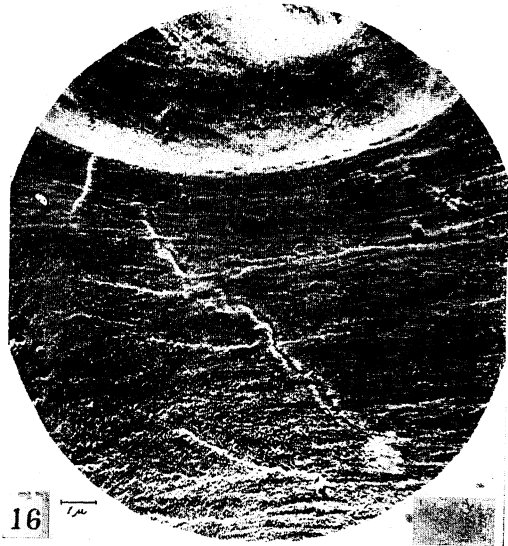
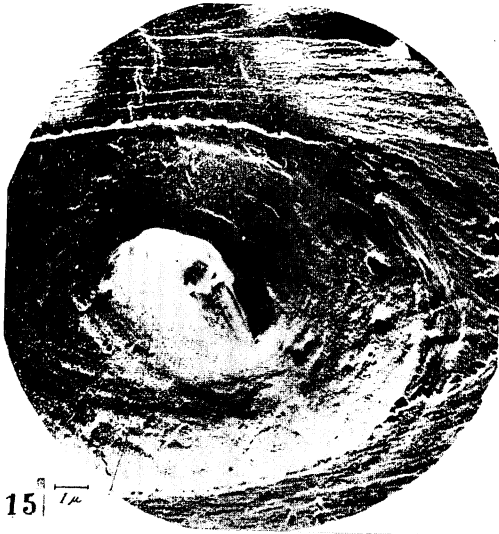


Plate IV



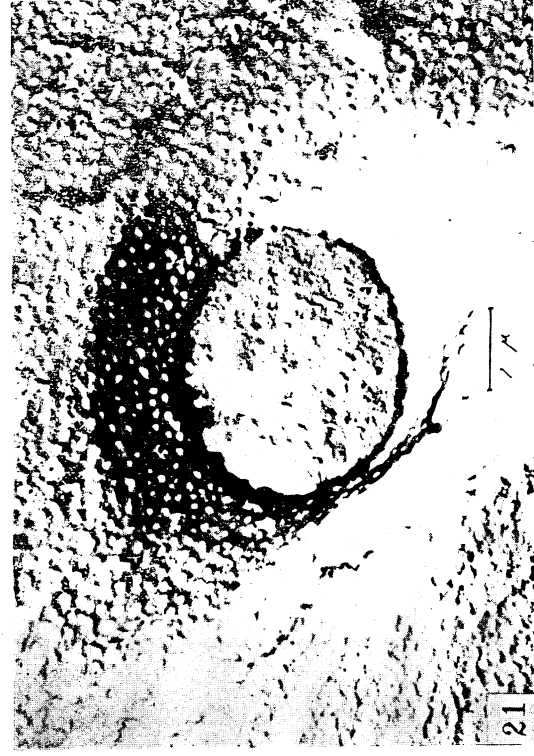


Plate VII

