

数種の南洋材の道管膜の構造

山中 勝次・原田 浩

The Ultrastructure of Vessel Wall in Certain Species of *Dipterocarpaceae* Wood

Katsuji YAMANAKA and Hiroshi HARADA

目	次
要 旨.....	293
1. 緒 言	293
2. 材料および方法	294
3. 結果および考察	294
4. 引用文献	300
Résumé	300

要 旨

南洋材の廃材のパルプ化に関する基礎的研究の一環としてその組織構造的性質を明らかにすることを目的とし、道管の膜層構成、ベスチャード膜孔およびチロースの構造を電子顕微鏡を用いてしらべた。その結果、まず道管膜の膜層構成については、供試材9種中の5種 (Red lauan, Tangile, Almon, Mayapis, White lauan) には既往の結果とことなる特異な構造が見出された。すなわち二次膜は S_1 , S_2 , S_3 にはっきり区分できず、二次膜の部分に構造のことなる二つのマクロラメラが交互に存在する。その一つは道管膜に平行に並ぶいくつかのミクロラメラが集まってできたものであり、他の一つは道管膜に平行に進み途中で逆転するようなミクロラメラの集まりからなるものである。またベスチャード膜孔については、Kapur, White lauan 材ではベスチャーは道管内こうにまで溢出して存在するなどの特徴が認められるが、他の樹種ではベスチャーのタイプが樹種間の識別上の特徴とはならないことがわかった。なお、ベスチャーは仮道管の膜孔にも存在する。さらにチロースについては樹脂様物質を付着しているのが特徴的である。

1. 緒 言

南洋材の廃材をパルプ原料として用いる場合、ピッチトラブルやピッキング障害、漂白困難などの欠点がある。これらの欠点のうちピッキング障害は道管に由来すると考えられているから、このような障害解決のための基礎的研究として、道管の構造とくにその膜層構成についてしらべることが必要である。南洋材とくにフタバガキ科 (*Dipterocarpaceae*) の構造の特徴のうち、道管に関するものとしては、側壁の膜孔がベスチャード膜孔である¹⁾ということの他にチロースの存在が顕著であるという点であって、この二つの特徴は道管膜の構造に附随して研究しなければならないことである。

広葉樹材道管膜の膜層構成に関する研究は余り多くないが、Preston²⁾, Harada³⁾によると、道管の二次膜は仮道管膜や木繊維膜と同様、典型的な3層構造であるとされている。また、道管のベスチャード膜孔に関してはフトモモ科 (*Myrtaceae*)、フタバガキ科 (*Dipterocarpaceae*)、マメ科 (*Leguminosae*) などについてその形態⁴⁾、形成⁵⁾に関する電子顕微鏡的研究がかなりなされており、ベスチャーは膜層構成上は二次膜に所属するものであると考えられている。さらにチロースに関しては最近の

研究⁶⁾⁷⁾によると, tylosis-forming layer あるいは protective layer と呼ばれる薄層が道管に接する放射柔細胞内に存在しこれが道管内へ進入してチロースへと成長することが明らかにされている。

本研究は数種の南洋材の道管膜の膜層構成, ベスチャード膜孔, およびチロースの構造について知見を得るために, 主として電子顕微鏡を用いて研究したものである。

本研究にあたり南洋材パルプの提供とご指導をいただいた九州大学近藤民雄教授と, 南洋材材鑑の提供とご助言をいただいた農林省林業試験場須藤彰司博士に深謝する。なお本研究は昭和41, 42年度文部省科学研究費に負うものであることを附記し深謝する。

2. 材料および方法

供試材としてフタバガキ科 (*Dipterocarpaceae*) のなかの下記の9種を用いた。

1. Red lauan (*Shorea negrosensis* FOXW.)
2. Tangile (*S. polysperma* (BLCO.))
3. Almon (*S. almon* FOXW.)
4. Mayapis (*S. squamata* (TURCZ.) DYER)
5. Manggasinoro (*S. philippinensis* BRANDIS)
6. White lauan (*Pentacme contorta* MERR. & ROLFE.)
7. Bagtikan (*Parashorea plicata* BRANDIS.)
8. Apitong (*Dipterocarpus grandiflorus* BLCO.)
9. Kapur (*Dryobalanops aromatica* GAERTN.)

なおこれと比較のため日本産のブナ (*Fagus crenata* BLUME.) とアカガシ (*Quercus acta* THUNB.) 両材についてもしらべた。

電子顕微鏡観察用の試料作成にはレプリカ法および超薄切片法を用いた。すなわち道管内壁面や, パルプ化した道管表面の構造観察にはキャストイング2段レプリカを, ミクロフィブリル観察には1段カーボンレプリカを用いた。また切片試料には予め過マンガン酸カリウム染色したものと, 無処理のものとを, いずれもエポキシ樹脂またはメタクリル樹脂で包埋し, 無処理のものは脱包埋後 Pt-Pd でシャドウイングしたのち検鏡した。なお切片は道管軸に垂直方向, 45° 方向, 平行に切断したものを, また平行なものは膜の厚さ方向に対して種々の角度をもつように切断するなど, 膜層構成を詳細に観察できるように考慮した。脱リグニン処理は材を合成樹脂に包埋する前に亜塩素酸ソーダー-氷酢酸を用いて行なったり, また切片作成後脱包埋したものをジェフレー液 (5% 硝酸: 5% クロム酸 = 1:1) 中に1~5分間浸漬することにより行なった。電子顕微鏡は JEM-7A 型を用いた。

3. 結果および考察

1) 道管膜の膜層構成

広葉樹材の道管膜の膜層構成に関する研究は余り多くはない。Preston²⁾は数種の環孔材 (*Quercus alba*, *Fraxinus americana*, *Castanea dentata* など) の春材道管について, 主として偏光顕微鏡を用いてしるべ, 道管の二次膜は他の仮道管や木繊維の二次膜と同様, 典型的な3層構造であることを見出している。また Harada³⁾はブナの電子顕微鏡による観察から, 道管膜に P, S₁, S₂, S₃ を区別し, しかも P+S₁, S₂, S₃ の厚さの比は1:2:1になり, S₂ のミクロフィブリル傾角は道管軸に対し約40°の傾角をもつと述べている。さらに Wardrop⁸⁾, Côté⁴⁾らの報告において示された木口の電子顕微鏡写真からも, 道管の二次膜に3層構造がみられる。ただ Côté⁹⁾は *Parashorea plicata* の道管膜に多数のラメラが見られる電子顕微鏡写真を示しているが, これについては何ら説明を加えていない。したがって一般に広葉樹材の道管膜の膜層構成は P, S₁, S₂, S₃ から成り, このような膜層構成は仮道管,

木繊維の膜構造と同様であると考えられていた。

しかるに筆者らの南洋材の道管膜の観察においては既往の概念とはことなるであろうと思われる構造が見出された。本研究で用いた 9 種の南洋材のうち 5 種すなわち Red lauan, Tangile, Almon, Mayapis, White lauan の材の木口切片では, Fig. 1・a, および b に示されるように 5~10 このマクロラメラ (注: 既往の光学顕微鏡で厚膜細胞の横断面などに見られるラメラに相当するもので, ミクロフィブリル幅単位のラメラすなわち ミクロラメラがいくつか集合しているもの) 構造が見られる。Fig. 1・a は無処理材をシャドウィングすることによりコントラストを強調したもので, 構造差が凹凸となって現われ, マクロラメラが示されたものであり, Fig. 1・b は脱包埋しない切片で電子線の透過

度のちがいによる濃淡としてマクロラメラがあらわれている。

一方, 予め過マンガン酸カリウムで染色した切片を拡大してみると Fig. 2 に見られるように全体がミクロフィブリル幅に匹敵する程度の厚さのラメラ, すなわちミクロラメラから成っている。そしてマクロラメラには二つのタイプがみられるが, そのひとつは, 一つのミクロラメラ自体が弧を描き逆転 (反転) しているものであり, このような逆転ミクロラメラが多数集まって一つのマクロラメラを構成している。他のひとつは, 多数のミクロラメラが道管膜の膜面に平行に並んで一つのマクロラメラを構成しているものであり, これらの両マクロラメラは交互に存在しているので白黒のマク

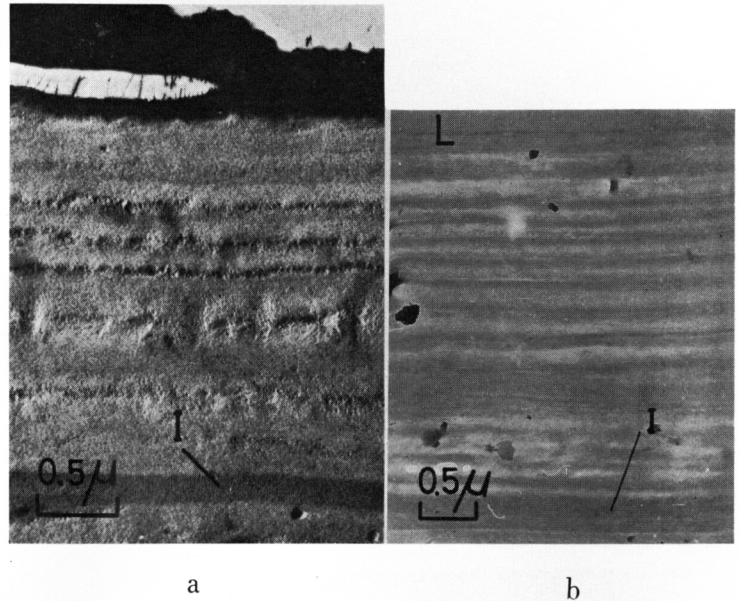


Fig. 1. a. Tangile (*Shorea polysperma*). A transverse section through a vessel, showing a complexity of organization of the secondary wall.
I: intercellular layer.
b. Red lauan (*Shorea negrosensis*). As in a, but photographed section with embedding material.
I: intercellular layer, L: vessel lumen.

ロラメラとして見えるものである。さらにミクロラメラの構造を詳しく知るためにジェフレー液によって脱リグニン処理した切片を観察すると, Fig. 3 に見られるように逆行するミクロフィブリル幅単位のミクロラメラと, 道管内壁に平行なミクロラメラがいつそうよくわかる。さらに解離した道管の種々の方向に切断した切片を観察した。Fig. 4 は道管軸に平行に切断した切片で, ミクロフィブリルが逆転している状態はわかりにくいがマクロラメラ相互間ではミクロフィブリルの配列にちがいがあることを明瞭に示すものと思われる。さらに同一道管の横断切片に見られる構造と, たて方向の切片に見られる構造とを比較検討するため, 同一の道管から同一の部分における横断, 縦断両切片を観察したが, Fig. 5 はそれらをつないで模型的にあらわしたものである。これによると横断, 縦断いずれの断面にも逆転マクロラメラがはっきりと認められる。さらにマクロラメラの中のミクロフィブリル配列の推移を見るため道管軸に平行に切断し, 図の左下に示すように切片をとって観察したのが Fig. 6 である。この図においてフィブリルの一つの流れは中央左で中断 (矢印) しており, この部分が今まで示された写真の逆転マクロラメラと平行なマクロラメラとの境界部であろうと考えられる。以上の観察結果を要約すると, これら 5 種の材の道管膜の二次膜には既往の研究で道管の二次膜にみられ



Fig. 2. White lauan (*Pentacme contorta*). As in Fig. 1 but photographed section stained with KMnO_4 , showing the organization of the secondary wall consisted of alternate layers.

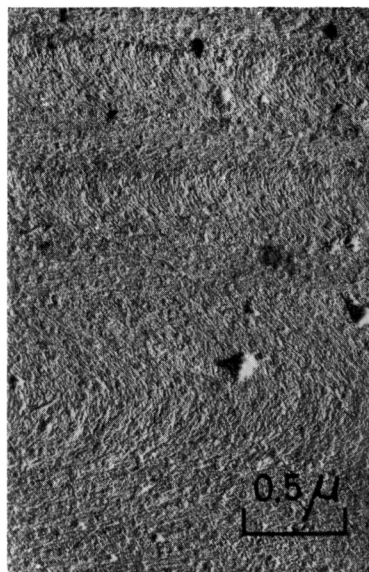


Fig. 3. Tangile (*Shorea polysperma*). A oblique transverse section of a vessel, photographed without embedding material and shadowed with Pt-Pd. Showing the same structure as shown in Fig. 2.

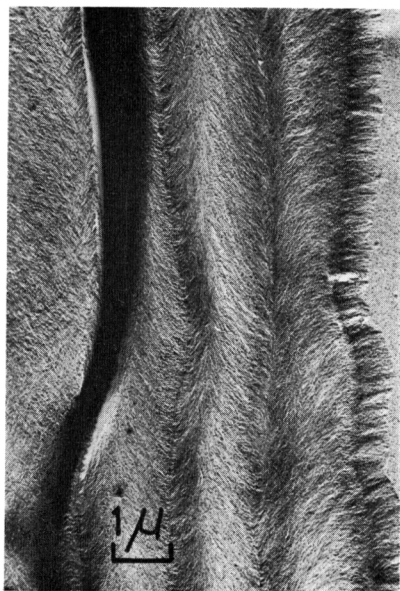


Fig. 4. Red lauan (*Shorea negrosensis*). A longitudinal section of a delignified vessel, showing the same structure as shown in Fig. 3.

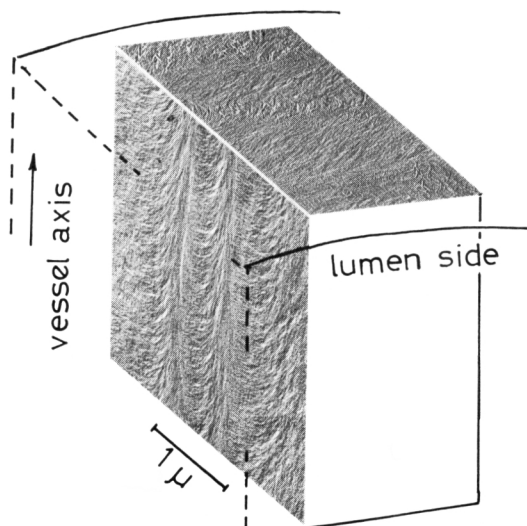


Fig. 5. Red lauan (*Shorea negrosensis*). Schematic representation of cell wall organization of a vessel.

るような典型的な S_1 , S_2 , S_3 の区分がみとめられず、既往の概念による二次膜に相当する領域に 5~10 のマクロラメラが存在する。そしてこのマクロラメラには 2 つのタイプがあり、一つは道管膜に平行に並ぶミクロラメラからなるものであり、他の一つはミクロラメラが道管膜に平行にすすみ、途中で逆転するようなミクロラメラの集合からなるものであって、これら両マクロラメラは交互に存在するというものである。

次に比較検討のため観察したブナ (*Fagus crenata* B.), アカガシ (*Quercus acta* T.) の道管膜ではいずれもその二次膜は典型的な 3 層構造をもっており、上述のような特異構造はみられなかった。

以上の南洋材 9 種についての観察の結果、4 種 (Manggasinoro, Bagtikan, Apitong, Kapur) の道

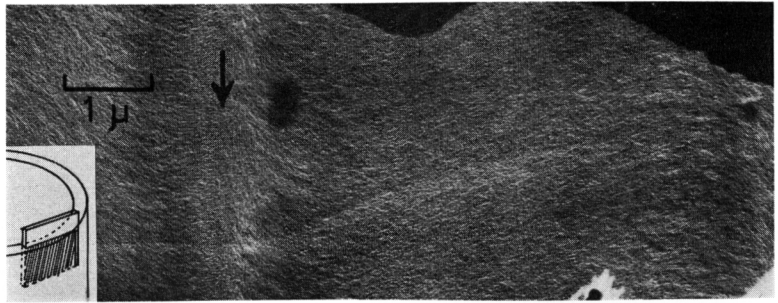


Fig. 6. Red lauan (*Shorea negrosensis*). A longitudinal section through a vessel (see illustration of left), showing the microfibrillar orientation in the secondary wall.

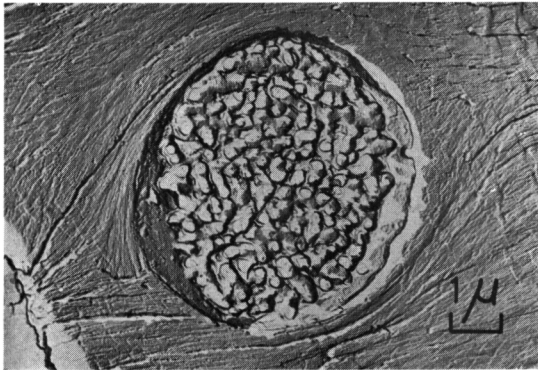


Fig. 7. Bagtikan (*Parashorea plicata*). A replica of the surface of a vessel, showing the surface view of a vestured pit.

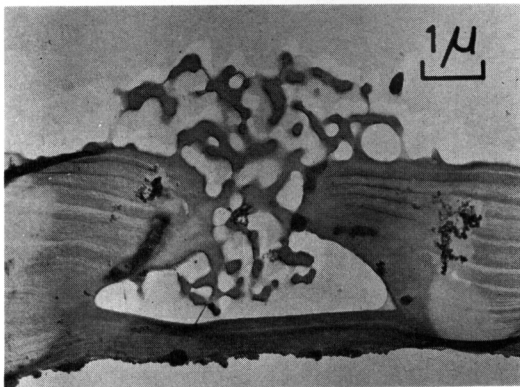


Fig. 8. White lauan (*Pentacme contorta*). A transverse section of a vessel, showing the sectional view of a vestured pit of half-bordered pit pair between a vessel (upper) and a ray parenchyma cell (lower).

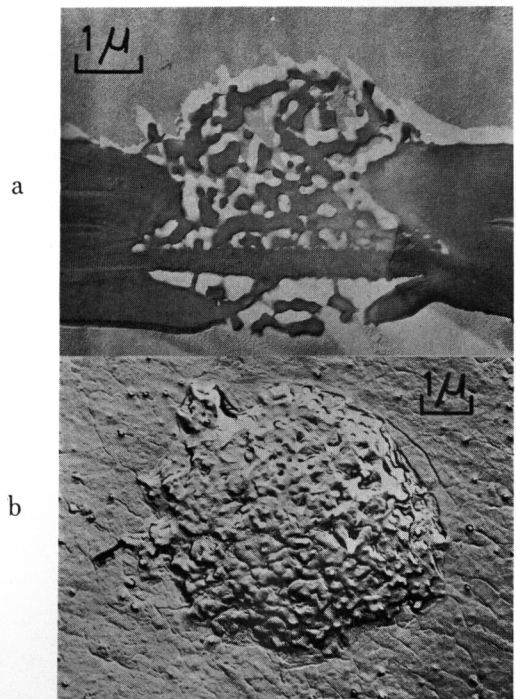


Fig. 9. Kapur (*Dryobalanops aromatica*).

- a. A transverse section through a vessel, showing the vestured bordered pit pair between a vessel (upper) and a tracheid (lower).
- b. A replica of the inner surface of a vessel, showing the surface view of the vesture overflowed into vessel lumen from pit chamber.

管膜には既往の結果と同じ構造が見られたのに対し、5種 (Red lauan, Tangile, Almon, Mayapis, White lauan) には既往の概念とことなる特異な構造が見出された。このような道管膜の特異な膜層構成は南洋材のうちの特殊な樹種のみ存在する特徴であるかどうかは今のところ確認できないが、既往の研究や、ブナ、アカガシの観察結果からみて、少なくともここに供試した5種の南洋材には一般的に存在するものであることは間違いない。何故に南洋材にこのような特異構造があらわれるか、またこれらの膜構造の詳細、とくにラメラにおけるマイクロフィブリルの配列などは今後検討すべき問題である。

2) ベスチャード膜孔

南洋材の道管膜孔は大部分いわゆるベスチャード膜孔であるが、その表面構造および断面構造の一例をそれぞれ Fig. 7 および Fig. 8 に示す。その形態は、既往の研究で明らかにされたように、道管の有縁膜孔の膜孔縁にベスチャー (vesture) が存在するものである。ベスチャード膜孔は供試材9種によって個々の形態的差異はあるが、その差異が樹種間の識別の特徴とはならないように思われる。しかし Kapur においては Fig. 9 に示されるようにベスチャーは膜孔こうから道管内こうに溢出している。同じタイプのベスチャーは White lauan にもみられる。また Fig. 10 に見られるようにベスチャーが樹脂様物質に埋まっている場合や、ベスチャーに樹脂様物質が付着している場合も多く、これが南洋材のベスチャード膜孔の特徴といえる。さらに Fig. 11 に示すようにベスチャーは膜孔縁から

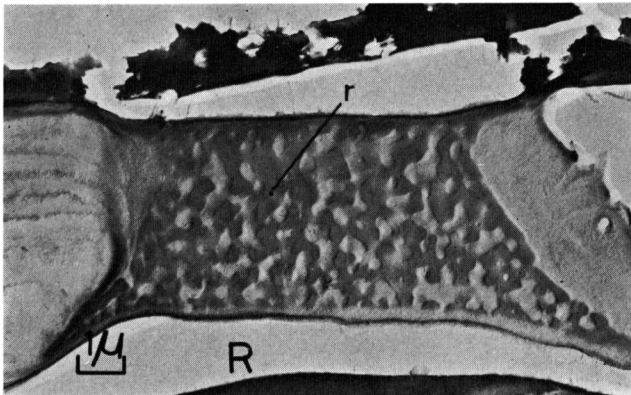


Fig. 10. Tangile (*Shorea polysperma*). A transverse section of vessel, showing vesture filled up with resinous substance (arrow). R : ray parenchyma cell.

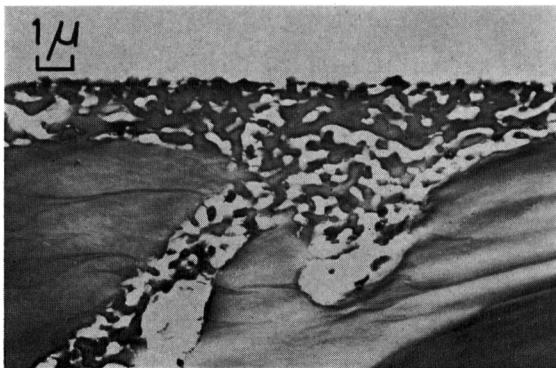


Fig. 11. Bagtikan (*Parashorea plicata*). A transverse section of vestured pit between a vessel and a tracheid, showing the vesture existed in vessel pit and on the vessel wall.

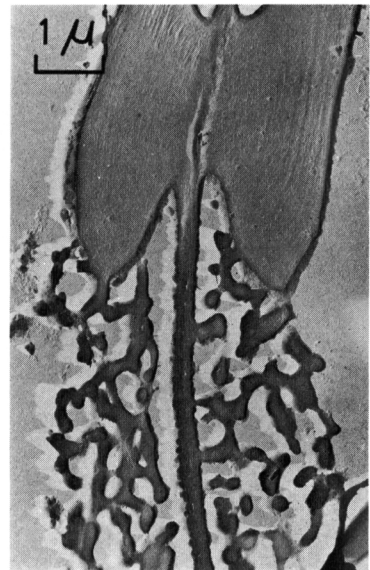


Fig. 12. Bagtikan (*Parashorea plicata*). A transverse section of tracheids showing the structure of the vestured pit between two tracheids.

道管内壁にわたって連続して存在している場合もある。なお既往の研究⁵⁾によれば、ベスチャーの存在する部位は道管の膜孔と道管内壁のみとされているが、Fig. 12 に示すように仮道管の膜孔にも存在することが見出された。

3) チ ロ ー ス

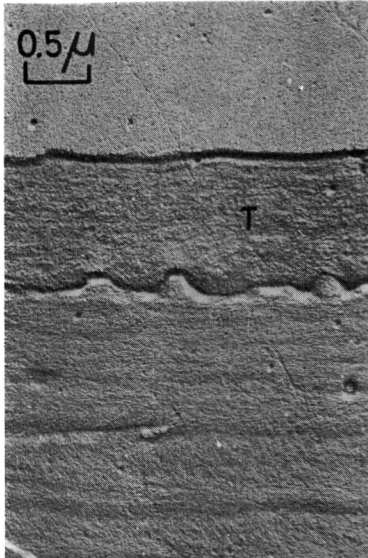


Fig. 13. Tangile (*Shorea polysperma*). A oblique transverse section of a vessel, tylosis (T) adhered to the vessel wall.

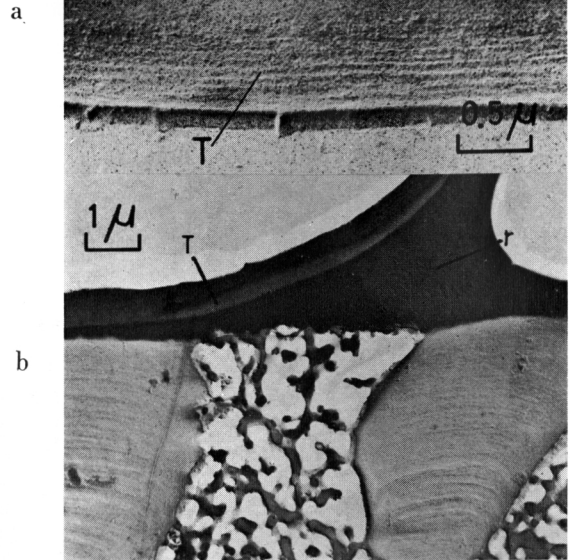


Fig. 14. a. Tangile (*Shorea polysperma*). A transverse section of a vessel, showing the lamellated tylosis (T) with resinous substance (r).
b. Bagtikan (*Parashorea plicata*). As in a, showing the similar structure to a. T: tylosis, r: resinous substance.

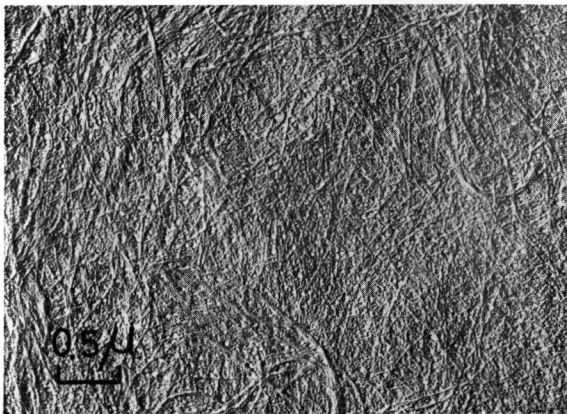


Fig. 15. Red lauau (*Shorea negrosensis*). A replica of the outer surface of the tylosis after delignification, showing the randomly orientated microfibrils typical of the primary wall.

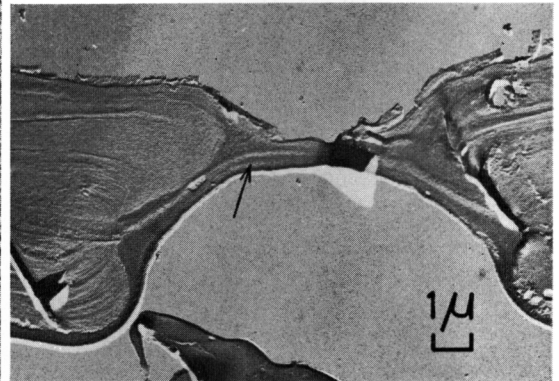


Fig. 16. Tangile (*Shorea polysperma*). A transverse section of a vessel and ray parenchyma cell, showing the tylosis-forming or protective layer (arrow).

チロースの断面は Fig. 13 の T にみられるが、既往の研究⁶⁾⁷⁾¹⁰⁾で述べられているようにラメラ構造を示し、厚さは $0.3 \sim 1.5 \mu$ である。また Fig. 14 a・b に示されるように樹脂様物質を多く付着しており、これが南洋材のチロースの特色といえる。Fig. 15 は脱リグニンし、単離したチロースの外表面で、既往の研究⁶⁾⁷⁾¹⁰⁾と同様、ミクロフィブリルはランダムな網目状構造を示している。Foster⁶⁾の研究によるとチロースの膜層は内層・外層の二層構造であるが、本研究においては両者の区分は見られない。Foster⁶⁾、Meyer⁷⁾はチロース形成の考察にあたり、道管に接する放射柔細胞内壁に形成される膜層 (Foster は tylosis-forming layer, Meyer は protective layer と呼ぶ) が道管内にチロースを形成して行くと考えている。Fig. 16 はこれらの研究においてみられた tylosis-forming layer または protective layer と考えられる膜層である。すなわちこれは放射柔細胞中で内壁に沿って連続して形成され、道管と放射柔細胞間の膜孔膜を道管膜孔縁におしつけている状態を示しているものと考えられる。チロースが存在している膜孔にはベスチャーがないという報告⁶⁾があるが、本研究ではこのような関係は把握できなかった。

4. 引用文献

- 1) 須藤彰司：林試研報告, 157, 1, (1963)
- 2) Preston, R. D.: Annals of Botany, 3, 507, (1939)
- 3) Harada, H.: In "Cellular Ultrastructure of Woody Plants", (Syracuse Univ. Press), 235, (1964)
- 4) Côté, W. A., Jr. and Day, A. C.: Tappi, 45, 906, (1962)
- 5) Schmid, R.: In "Cellular Ultrastructure of Woody plants", (Syracuse Univ. Press), 291, (1964)
- 6) Foster, R. C.: Aust. J. Bot., 15, 25, (1967)
- 7) Meyer, R. W.: Forest Products Journal, 17, 50, (1967)
- 8) Wardrop, A. B.: "The Formation of Wood in Forest Trees", (Academic Press), 87, (1964)
- 9) Côté, W. A., Jr.: In "Wood Ultrastructure an Atlas of Electron Micrographs", (Univ. of Washington Press), (1967)
- 10) Côté, W. A., Jr.: In "Cellular Ultrastructure of Woody plants", (Syracuse Univ. Press), 319, (1964)

Résumé

Information about the cell wall organization of vessels in wood of the *Dipterocarpaceae* is of interest in relation to the making of pulp and paper from this wood. Vestured pitting and tyloses are additional significant anatomical features of the wood from this family. In this paper, the organization of vessel walls and the ultrastructure of vestured pits and tyloses in nine representative species of this family were studied using electron microscopy of ultra-thin sections and replicas.

The organization of the secondary wall in vessels of five species (*Shorea negrosensis*, *S. polysperma*, *S. almon*, *S. squamata* and *Pentacme contorta*) is different from that developed S₁, S₂ and S₃ layers. Instead it has an extreme complexity of organization (Fig. 1 a and b). Viewed in transverse section, vessels formed in such species have a secondary wall consisting of alternate layers in which a number of lamellae corresponding to the width of a microfibril are arranged in parallel and reversal fashion with respect to the surface of the vessel wall. This is illustrated in Fig. 2. The vestured pits of *Pentacme contorta* and *Dryobalanops aromatica* have vestures which overflow into the vessel lumen from the pit chamber (Fig. 9), but in other species this type of vesture is not characteristic as the feature for the identification of these species. Vestures are also present in the bordered pits of tracheids (Fig. 12).

Moreover, the ultrastructure of tyloses in such species is characterised by the presence of resinous material (Fig. 14).