

連続木口切片による広葉樹繊維形態の立体的解析

藤原 健・佐伯 浩・藤田 稔

Stereo-analysis of Morphology of Hardwood Fibers
with Serial Transverse Sections

Takeshi FUJIWARA, Hiroshi SAIKI and Minoru FUJITA

要 旨

数種の広葉樹材の連続木口切片を作製し、ディジタイザとパーソナルコンピュータを用いて木部繊維の横断面のフェレ径、周囲長、面積、壁厚を測定し、その軸方向の変化を追跡した。さらに軸方向柔細胞との対比により、伸長成長による繊維の形の変化について検討した。

木部繊維断面のフェレ径では、概して接線フェレ径よりも放射フェレ径の方が大きかった。フェレ径の軸方向変化では、放射フェレ径が比較的一定の値を示す領域 (body 部) が繊維中央でしばしば認められた。壁厚のばらつきは大きいですが、接線壁と放射壁ではほぼ等しいかあるいは前者が大きい傾向がみられた。

同一放射列上の軸方向柔細胞と繊維の横断面寸法を比較した結果、伸長成長の著しい繊維では断面形状の変化に伴ってフェレ径は変化するが、周囲長には大きな変化は認められなかった。環孔材孔圍や散孔材の年輪はじめの繊維では伸長成長は少ないが、フェレ径、周囲長はともに増大する傾向がみられた。

1. は じ め に

広葉樹材繊維には繊維状仮道管と真正木繊維があり (以下、両者を区別しないで単に繊維という)、材の基礎組織を構成し、道管要素や軸方向柔細胞など他の要素を囲んでいる。これら軸方向要素はすべて紡錘形始原細胞に由来するが、繊維の長さや軸方向柔細胞のストランドあるいは道管要素の長さとの比較から、繊維細胞が分化中に著しく伸長成長したものであることはよく知られている^{1),2),3)}。伸長成長により、繊維は上下の細胞間に割り込んでいくことになり^{3),4)}、その結果、細胞配列を乱すことになる。これは広葉樹材の繊維組織の特徴で、個々の繊維の形態に直接関係するばかりでなく、広葉樹材の性質の異方性、加工的性質などにも影響を与えられられる。繊維は紡錘形の樹軸方向に細長い細胞⁵⁾であるから、木材の横断面上には層階状配列の樹種 (例:アンベロイ) を除けば繊維の様々な部位の断面が現れることになる。したがって、横断面上で測定した十分な数の繊維の寸法データには繊維の全体形状に関する情報が含まれているはずである。この情報を抽出する試みの一つとして繊維直径の頻度分布の検討がなされたが⁶⁾、実際の繊維の全体形状との対応がなされなかったため、形状との関連が推測できる程度にとどまっていた。

そこで、本実験ではディジタイザとパーソナルコンピュータを用いて連続木口切片で細胞横断面の寸法の測定を行い、それらより繊維の全体形状を調査した。さらに繊維と同一放射列

(radial file) 上にある軸方向柔細胞との対比により、伸長成長を含めた繊維の拡大(表面)成長と形の変化について検討した。本実験の実施と取りまとめに協力していただいた木材構造学研究室の各位に心から謝意を表します。

2. 材料と実験方法

樹種として、アンチアリス (*Antiaris toxicaria* LESCH.) アンペロイ (*Pterocymbium beccarii* K. SCHUM.), シオジ (*Fraxinus spaethiana* LINGELSH.), トチノキ (*Aesculus turbinata* BLUME), ホオノキ (*Magnolia obovata* THUNB.) を選んだ。選定にあたっては、繊維の伸長成長に注目し、伸長が小さいアンペロイ、伸長の著しいシオジ、これらの中間の樹種としてホオノキとトチノキを選定した。また、アンチアリスは先端の細りが著しい繊維をもつことから調査に加えた。試料は、日本木材加工技術協会作製の主要輸入材 100 種および日本産主要木材 50 種の標本から採取した。これらの材から小ブロック (約 $5 \times 5 \times 10$ mm) を切り出し、10~15 分間煮沸後、水中に貯蔵した。切片封入時に切片の向きをそろえるために、ブロックの角の一つを落し切片に切り欠きができるようにし、滑走式マイクロトームで $20 \mu\text{m}$ 厚さの連続木口切片 80~180 枚を作製した。切片枚数は島地ほか著“木材の組織”⁷⁾に記載された各樹種ごとの平均繊維長の約 2 倍をめやすとして決定した。得られた切片を磁製の絵の具皿に順番に並べ、鉄ヘマトキシリン・サフラニン二重染色後、脱水し、永久プレパラートとした。

プレパラートを鏡検し、軸方向柔組織を含み、まとまった繊維配列が認められる箇所を選定し、各木口切片で相当する箇所の顕微鏡写真(対物 $20\times$, 接眼 $3.3\times$, グリーンフィルタ)を撮影し、総合倍率 500~600 倍に引き伸ばした。道管の影響を受けていない放射列を選択し、同一放射列中の軸方向柔細胞と繊維について、各写真ごとに同じ細胞をマークし、軸方向に寸法変化を追跡した。アンチアリスとアンペロイでは軸方向柔細胞として、翼状柔組織の細胞を選んだが、国産 4 種については、ターミナル柔細胞を用いた。ターミナル柔細胞は形成層活動が停止する直前に形成された細胞であるため、紡錘形始原細胞の情報を最もよく保存していると考えられる。この場合年輪界が写真中央になるように写真撮影すると、若い方の年輪の後半の繊維と次年輪前半の繊維が同一写真内に入り、比較に好都合であった。

横断面寸法の測定にはディジタイザ(グラディマスタ U4-30 mark II)を用いた。放射方向がディジタイザの X 軸と平行になるように写真をおき、細胞外形と内こうの輪郭をグラフィックペンでなぞってパーソナルコンピュータ(PC-286V)に入力し、放射・接線フェレ径、周囲長、面積を計測した。壁厚は細胞外形と内こう形のフェレ径の差の $\frac{2}{3}$ として求めた。なおディジタイザの分解能は 0.1 mm なので、この測定条件での顕微鏡像の分解能は約 $0.2 \mu\text{m}$ であった。

3. 結果と考察

3-1 軸方向柔細胞の横断面寸法の軸方向変化

軸方向柔細胞(柔細胞ストランド)で得られた細胞横断面のフェレ径の軸方向変化の特徴的なものとして、放射フェレ径と接線フェレ径の違いがあげられる。柔細胞ストランドの先端部を除けば、接線フェレ径は放射フェレ径よりも大きな値を示している。この傾向はターミナル柔細胞において顕著であり(Fig. 1), 柔細胞断面が接線方向に長径を持つ偏平な形をしていることを示している。

さらに、放射フェレ径の軸方向変化は比較の変動が少ないのに対して、接線フェレ径の変化は

どの樹種においても一般に大きく、軸方向にそれを追跡すると、まず先端から中央部へ向かって急増がみられ、中央部分では比較的大きな増加減少が繰り返され、いくつかのピークを形成していることが多い (Fig. 1)。ここで放射組織との位置関係に注目してみると、接線フェレ径は放射組織との交差部位においては他の部位に比べて小さな値を取ることがわかった。すなわち、軸方向柔細胞は放射組織との交差部位において接線方向にやや圧迫された形をしている。

軸方向柔細胞の壁厚については、どの樹種でも変動が大きく、明確な傾向は見いだせなかった。例外的にホオノキの接線壁厚さでは中央付近でやや増加する傾向が認められたが、これをのぞけば、軸方向で壁厚に特定の変化傾向は見られないようであった。また、放射壁と接線壁を比べても壁厚に顕著な差はみられず、両者はほぼ等しいと思われる。

3-2 繊維の横断面寸法の軸方向変化

繊維断面のフェレ径は、軸方向柔細胞とは逆に接線フェレ径よりも放射フェレ径の方が一般に大きい値を示した (Fig. 2 および 3)。しかし、先端近くでは両者の差は小さくなっており、ほとんど等しくなっているようである。

ここで、調査した多くの繊維について、放射フェレ径の軸方向変化には明かな特徴が認められた。それは、軸方向にフェレ径の変化を追跡すると、放射フェレ径は先端から中央付近へと増加し、中央付近では多少の変動を示すもののほぼ一定の値で経過し、その後、再び先端に向かって減少していることである。この傾向はトチノキの晩材繊維 (Fig. 2) や、ホオノキの早材繊維 (Fig. 3) などで特に顕著である。このような1本の繊維の軸方向の変化パターンとその同一放射列中の軸方向柔細胞 (銑細胞ストランド) の変化パターンを比較してみると (例えば、Fig. 3 と Fig. 1 を重ね合わせてみると)、繊維の中央部にみられるフェレ径が大きく変化の少ない部分

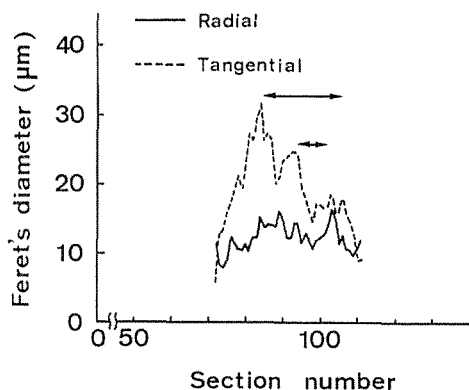


Fig. 1 Change of Feret's diameter along a strand of axial (terminal) parenchyma cells in hoonoki. Arrows indicate the parts crossed with rays.

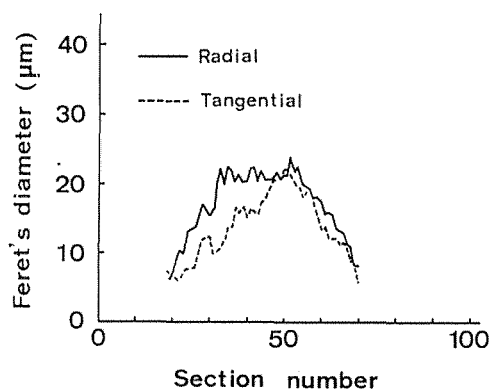


Fig. 2 Change of Feret's diameter along the length of a late wood fiber in tochinoki.

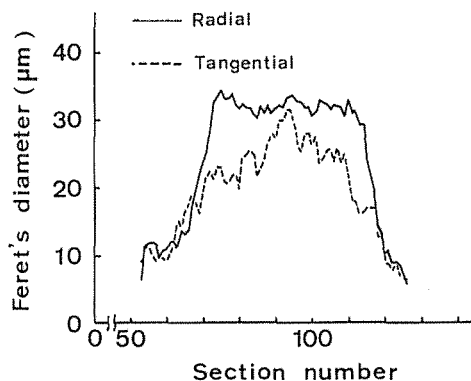


Fig. 3 Change of Feret's diameter along the length of an early wood fiber in hoonoki.

の長さおよび位置は軸方向柔細胞の長さと同様とほぼ一致していることがわかる。

1本の繊維はその成長の経過から紡錘形始原細胞に由来する長さ部分（多くは繊維の中央部で、本報では“body”とよぶこととする）とその後の分化中に伸長成長によって生じた“tip”との二つの部分に分ける考え方がある²⁾。軸方向柔細胞（柔細胞ストランド）は伸長成長を行わず、紡錘形始原細胞の長さと同様とされているので、それに対応する繊維中央の放射フェレ径がほぼ一定の部分が body であり、両端のフェレ径が変化している部分が tip である。

一方、接線フェレ径では同一樹種でも繊維により放射フェレ径の変化についてみられたのと同様の傾向（中央部で変動が少ない）を示すものと、中央部でも比較的大きな変動がみられるものがあった。軸方向柔細胞では接線フェレ径の減少部が放射組織との交差部に当たることから放射組織による圧迫を受けていると考えられたが、繊維の場合ではフェレ径の減少部が放射組織との交差部と一致しないこともあり、放射組織による影響に加えて他の要因が存在すると考えられる。

壁厚の軸方向変化は軸方向柔細胞での変化と同様に変動が大きく変化傾向を特定することは困難であった。しかし、繊維の中央部では先端部に比べていくぶん壁厚が大きい例（トチノキ、ホオノキなど）、反対に、中央部よりも先端部の壁厚が大きくなっている例（アンチアリス、アンペロイなど）が見受けられた。このように樹種によって変化パターンは異なることがあるが、放射壁厚と接線壁厚を比較してみると、各繊維に共通してほぼ等しいかあるいは後者がやや大きい値をとるような傾向がみられた。

3-3 繊維と軸方向柔細胞の横断面寸法の対比

繊維と軸方向柔細胞（柔細胞ストランド）の寸法、特にその長さを比較する試みは多くなされている²⁾。それらの比は繊維の伸長度としてとらえられる。測定を行った繊維では伸長度はアンペロイで1.2、シオジ晩材（孔圏外）繊維での4.5までの値が得られた。

紡錘形始原細胞のモデルとしての軸方向柔細胞と繊維との比較により、繊維の横断面寸法の伸長成長による変化を検討した。シオジの晩材の繊維では放射フェレ径は柔細胞に比べて大きくなっているが、接線フェレ径は逆に小さくなっている（Fig. 4）。一方、周囲長を比較すると（Fig. 5）、柔細胞と繊維はほぼ等しく、横方向の拡大成長が生じなかったことを示している。このことや、伸長度が約4.5と大きいことから細胞放射列間に上方や下方の繊維の tip が侵入することに

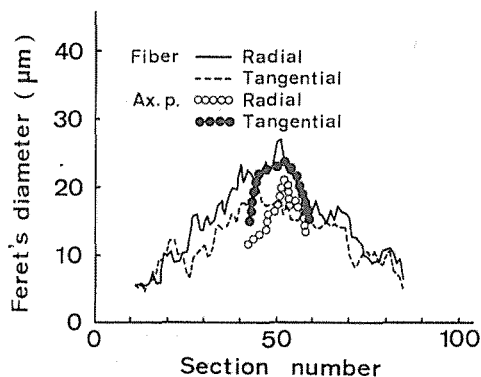


Fig. 4 Comparison of Feret's diameter between a late wood fiber and a strand of axial parenchyma cells in shioji.

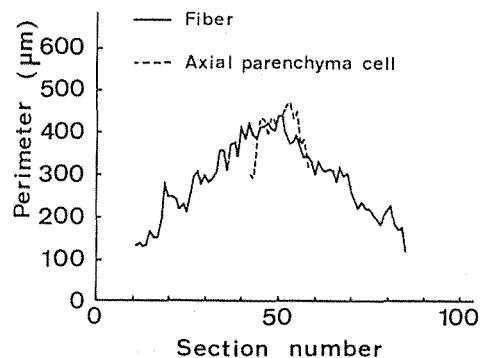


Fig. 5 Comparison of perimeter between a late wood fiber and a strand of axial parenchyma cells in shioji.

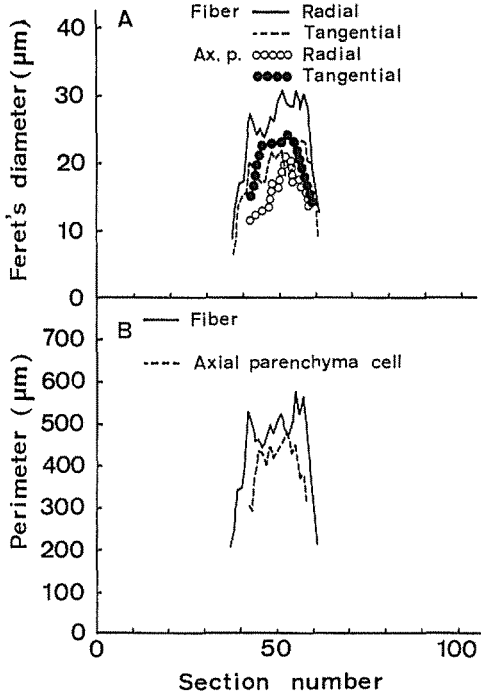


Fig. 6 Comparison of Feret's diameter (A) and perimeter (B) between an early wood fiber and a strand of axial parenchyma cells in shioji.

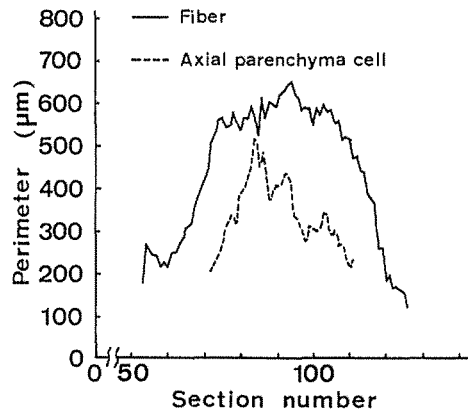


Fig. 7 Comparison of perimeter between an early wood fiber and a strand of axial parenchyma cells in hoonoki.

より、繊維断面が接線方向に圧迫され、放射方向に押し出されるように変形したと考えられる。一方で、シオジの早材(孔圏)の繊維では、放射フェレ径は晩材の繊維と同様に柔細胞のそれより大きくなってはいたが、接線フェレ径は柔細胞とほぼ等しかった(Fig. 6)。結果として周囲長は柔細胞よりも大きく、早材では繊維は横方向に拡大成長し、放射方向に直径を増大したと

考えられる(早材での繊維の伸長度は小さく、約1.5)。

ホオノキの年輪はじめの繊維では放射フェレ径、接線フェレ径ともに柔細胞より大きな値を示し、周囲長も大きくなってはいた(Fig. 7)。このことはこの繊維では放射、接線両方向に細胞が拡大したことを示している。しかし、年輪後半の繊維ではフェレ径、周囲長ともにシオジの早材繊維と同様の变化を示し、おもに放射方向に細胞が拡大していた。ホオノキの繊維では伸長度が小さいこともあって(1.5~2)、伸長成長の影響は弱く、横方向の拡大(周囲長の増加)が年輪はじめで大きく、年輪の後半で減少していることがわかる。トチノキではフェレ径はシオジの晩材繊維と同様であったが、周囲長はやや大きくなっているようであった。したがって、伸長成長の影響による横断面形状の変化だけでなく細胞の拡大成長も生じたと考えられる。

南洋材であるアンチアリスとアンペロイについては翼状柔組織の柔細胞を用いて繊維との対比を行った。両樹種とも周囲長は繊維と柔細胞とではほぼ等しく、フェレ径では柔細胞にくらべて、アンチアリス繊維は接線フェレ径が小さく、アンペロイ繊維は放射フェレ径が大きくなってはいた。これらの2樹種では繊維と対比した柔細胞が翼状柔組織中の細胞であるため柔細胞自体が分化中に放射方向の拡大を行った可能性がある。繊維の細胞拡大(周囲長)もほぼそれに等しいが、横断面での細胞形状の変化がフェレ径の違いとして現れたものと思われる。アンチアリスの繊維ではtipの割り込みによる接線フェレ径の減少が生じたと思われる。一方、アンペロイでは繊維の伸長が少なく、フェレ径の違いは柔細胞の横断面の形が接線方向に長辺のある長方形であるのに対し、繊維は同じ接線フェレ径を保ちながら放射フェレ径を拡大し、等径的な断面形になっていることがわかった。

3-4 繊維の先端形態と繊維配列

伸長度はまた、繊維の配列に影響をおよぼすと考えられるが、配列の乱れを定量的に評価する方法が確立されていないので、両者の関係を計量的に調べるにいたっていない。繊維配列の変化には、伸長度だけでなく、伸長した tip の形状も関係するようである。1例を示すと、伸長度が約2であるトチノキで放射列に乱れがみられるのに対して、同様に約2であるアンチアリスで明瞭な放射列が保たれている (Fig. 8a, b)。これは両樹種の繊維の tip の形状の違いによるものと考えられる。アメチアリスの繊維の tip は先端に向かってその径を著しく減少し、小径になると

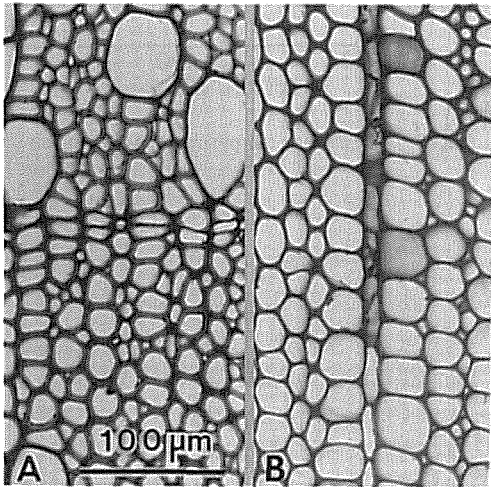


Fig. 8 Transverse sections of tochinoki (A) and Antiaris (B).

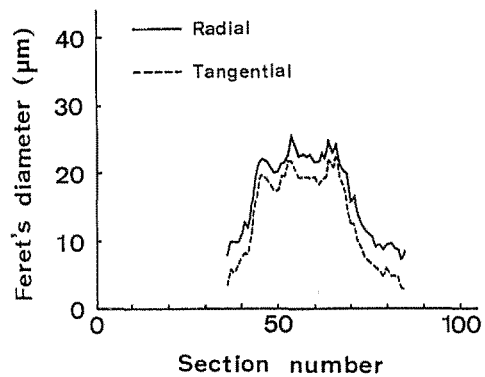


Fig. 9 Change of Feret's diameter along the length of a fiber in Antiaris.

されているが、それは Fig. 9 のフェレ径の変化に現れている (Fig. 2 のトチノキ参照)。そのため tip の侵入による放射列の乱れが少ないのだと考えられる。したがって繊維配列の乱れと伸長度の関係を考える場合には繊維の全体形状をもあわせて考慮する必要がある。

3-5 おわりに

広葉樹繊維の形態を立体的に追跡した結果、親細胞（紡錘形始原細胞または木部母細胞）の長さを受け継ぎ、拡大成長するかまたは断面形が変化している body 部と、その後の伸長成長によりできた tip 部をもつことが多くの繊維で認められることがわかった。tip 部の細り方には徐々に細くなるもの、急に細くなるものなど、樹種による特徴があるようである。横断面における寸法測定からこのような特徴についての情報をどのように取り出すか、この研究結果をもとに検討をすすめている。

繊維断面の寸法の変化を検討するに当たって、フェレ径は断面形の変化により影響されるのでこのような場合、周囲長を合わせて検討することが有意義であることがわかった。周囲長を測定するとともに断面形の変化を数値的にとらえることが重要であり、さらに、繊維の配列の乱れの計量法を早急に確立して、繊維組織の特徴を包括的にとらえることが望まれる。

引用文献

- 1) BAILEY, I. W: The cambium and its derivative tissue II. Size variations of cambial initials in

- gymnosperms and angiosperms. *American Journal of Botany*. 7(9). 355-367, 1920
- 2) SÜß, H. : Über die Längenänderungen der Parenchymstränge, Holzfasern und Gefäßglieder von Laubhölzern im Verlauf einer Zuwachsperiode. *Holz als Roh- und Werkstoff*. 25(10). 369-377, 1967
 - 3) SÜß, H. und MÜLLER-STOLL, W. R. : Über das Faserwachstum und die Faserüberlappung bei einigen Laubhölzern. *Holzforchung*. 23(5). 145-152, 1969
 - 4) WENHAM, M. W. and CUSICK, F. : The growth of secondary wood fibres. *New Phytologist*. 74. 247-261, 1975
 - 5) 佐伯 浩・原田 浩: 広葉樹材の細胞. 島地 謙ほか著. 木材の構造. 文永堂. 東京. pp 49-100, 1985
 - 6) 藤原 健・奥 恭行・佐伯 浩: 数種の広葉樹材繊維の横断面寸法の年輪内変動. 京大演報. 59. 258-265, 1987
 - 7) 須藤彰司: 木材の細胞構成. 島地 謙ほか著. 木材の組織. 森北出版. 東京. pp 111-199, 1982

Résumé

Hardwood fibers change their shapes and dimensions with their elongation growth during differentiation. For stereo-analysis of the fiber form in hardwood, cross-sectional dimensions of fibers were measured in serial transverse sections, using a digitizer (Gradi-master U4-30mark II) attached to a personal computer (EPSON PC-286V). The outline of each fiber cross-section was traced by a graphic pen on a micrograph placed on the digitizer. Feret's diameters and perimeters of fiber cross-sections were measured in each micrograph in a series, and the change of the dimensions along fiber length was compared with that along a strand of axial parenchyma cells which belong to the same radial file of the fibers examined.

In the change of radial Feret's diameter of fibers there was a distinctive feature that the diameter increased from the tip to the central part of fiber (fiber body), and it was almost constant throughout the part. Wall thickness showed considerable variation along fiber length, but tangential wall thickness was slightly larger than or almost the same with radial wall thickness.

Cross-sectional dimensions of the fiber were changed by intrusion of elongating fiber tips into radial files. In shioji (*Fraxinus spaethiana*), the radial Feret's diameter of the late wood fiber (largely elongated) was larger than that of the axial parenchyma cell, but the tangential Feret's diameter of the former was smaller than of the latter. Since perimeters of the two were nearly equal to each other, cell expansion in radial direction didn't occur in the late wood fiber, but the fiber was transformed radially by intrusive tips of other fibers located in the upper or lower position. On the other hand, in the early wood fiber (less elongated) of shioji the perimeter and radial Feret's diameter were larger than those of the axial parenchyma cell. It indicates that the fiber actually expanded in radial direction.