



Title	走査型電子顕微鏡による木材細胞の膜孔に関する研究：第2報 トドマツ立木における仮道管の有縁膜孔膜の形態
Author(s)	石田, 茂雄; ISHIDA, Shigeo; 藤川, 清三 他
Citation	北海道大學農學部 演習林研究報告, 27(2), 355-372
Issue Date	1970-11
Doc URL	<a href="https://hdl.handle.net/2115/20879">https://hdl.handle.net/2115/20879</a>
Type	departmental bulletin paper
File Information	27(2)_P355-372.pdf



# 走査型電子顕微鏡による木材細胞の 膜孔に関する研究

第2報 トドマツ立木における仮道管の  
有縁膜孔膜の形態

石田茂雄\* 藤川清三\*\*

Study on the Pit of Wood Cells Using  
Scanning Electron Microscopy  
Report 2. Pit Membrane of the Tracheid Bordered  
Pit in a Living Tree Trunk of Todo-Matsu,  
*Abies sachalinensis* FR, SCHM.

By

Shigeo ISHIDA and Seizo FUJIKAWA

## 目 次

I. 緒 言 .....	356
II. 試料および実験方法 .....	356
1. 試料の採取 .....	356
2. 観察用試料の作製 .....	357
3. 観 察 .....	358
III. 結果と考察 .....	358
1. 試料作製過程における膜孔膜の変化 .....	358
1-1 アルコール処理による影響 .....	358
1-2 膜孔膜の損傷 .....	359
1-3 膜孔環付近にあらわれる線状部 .....	360
2. 膜孔膜の形態の観察 .....	360
2-1 辺材部 (1~7年輪目) の膜孔膜形態 .....	360
2-2 移行材部 (8年輪目) の膜孔膜形態 .....	361
2-3 心材部 (9~22年輪目) の膜孔膜形態 .....	362
2-4 髓に密接する部分における有縁膜孔形態 .....	364
3. あて材仮道管における有縁膜孔形態についての予備的観察 .....	364
IV. 結 論 .....	364
要 約 .....	367
文 献 .....	367
Summary .....	388
Explanation of photographs (1~54) .....	369
写 真 .....	

\* 北海道大学農学部木材理学研究室 教授 林学博士

\*\* 北海道大学大学院農学研究科 修士課程

## I. 緒 言

木材細胞にみられる膜孔は、一つの細胞から隣接する他の細胞への流体の通路となる部分で、生立木中ではその樹体の生長、維持に欠くことのできない樹液の流動に関与する基本的機能を持つことはもちろん、木材物性の一つとしての、その内部における流体移動に決定的な意味をもち、従って木材利用上は、乾燥あるいは防腐剤注入などに際し極めて重要なはたらきをする。

膜孔はこのように重要なものであるので、木材学においてはすでに早くからその構造、それに関連する木材物性などに大きな関心もたれてきた。とくにその構造に関しては光学顕微鏡、電子顕微鏡によって多くの知見が与えられており、最近では電子顕微鏡による膜孔の微細構造についての情報が蓄積されつつある。

木材細胞の膜孔にはいろいろなものがあり、なかには極めて細微で、かつ複雑な立体構造を持つものもある。針葉樹仮道管の有縁膜孔、広葉樹道管のベスチャード膜孔などがその一例である。筆者らは、これら各種の膜孔を主として走査型電子顕微鏡の特性を用いて仔細に観察し、その立体構造の基本を直接的に把握認識するとともに、広くその形態変動についてのデータを集め整理検討しようと思う。

この報告は、以上の観点からはじめられた研究の一部であり、実験観察方法の検討段階における一つの成果ともいえるものである。針葉樹仮道管の有縁膜孔構造については古くから多くの研究があるが、その微細構造についても知見<sup>1)</sup>が深まりつつある。一方、有縁膜孔の閉鎖、不閉鎖については主として光学顕微鏡により、あるいは材への液体の浸透性、気体の透過性と関連して研究されている<sup>2)~6)</sup>。ここにはもっぱらトドマツの有縁膜孔の膜孔膜に関して行なった観察結果を述べる。すなわち、膜孔膜の巨視的基本構造(トールス、マルゴ、非結晶性被覆物質など)、辺材・熟材(無色心材、以下単に心材と呼ぶ)における膜孔膜上への物質沈着の状況、膜孔室における膜孔膜の位置すなわち膜孔の閉鎖、不閉鎖など、ならびにこれらの樹幹内における変動傾向について述べる。膜孔膜の閉鎖、不閉鎖に関しては、生立木中の状態をそのまま観察できることが望ましいが、走査型電子顕微鏡の場合は試料処理、特に乾燥による若干の変化が起こることはやむを得ない。できるだけこれを防ぐために、含有水分の溶媒置換を試み、閉鎖、不閉鎖に関しては一応の成果を得たが、今後さらに検討すべき課題も残されている。

## II. 試料および実験方法

### 1. 試料の採取

供試材料は野幌国有林(札幌営林局札幌事業区第35林班E小班)に生育する、胸高部の年輪数24、樹高24m、胸高直径21cmの健全なトドマツ(*Abies sachalinensis* Fr. SCHM.)立木の胸高付近から生長錐を用いて、樹皮から髓付近までの半径方向のコアーとして採取された。

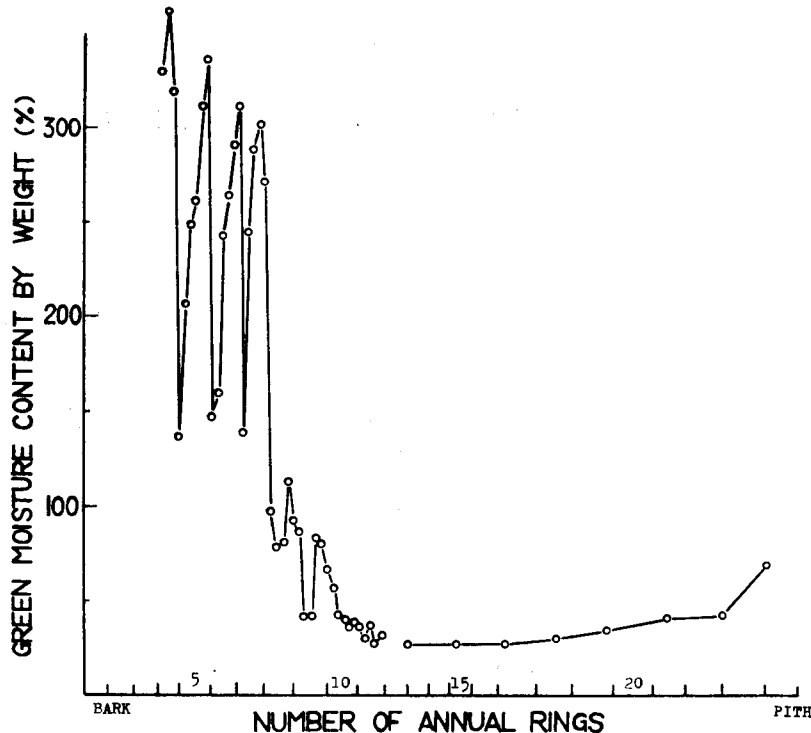


Fig. 1. Moisture content distribution in the wood core which had been taken from a closely corresponding position to the test specimen subjected to the observation under the microscope.

この付近の材部の含水率分布を Fig. 1 に示した。4~11年輪目までの含水率は大型マイクロトームにより切りとられた厚さ  $500\mu$  の接線断面切片で測定され、12~24年輪までは約1cmの厚さに割った小試験片により測定された。図から明らかなように、樹皮側から数えて7~8年輪目を境として、辺材部と典型的な心材部とに分けることができる。

又、この供試材料の他に予備的観察のために同地から同上の方法により、胸高部の年輪数25、樹高14mの典型的なあて材部をもつトドマツのコアをも採取した。

## 2. 観察用試料の作製

試料コアは辺材部、心材部ともに採取後直ちにアルコール中に浸漬し、しばしばアルコールの交換を行ないながら2週間これを続け、材中の水分とアルコールが完全に入れ替わったところで室内に放置して乾燥した。乾燥後の試料からは Fig. 2 に示すように樹皮側から髓付近の22年輪まで連続的に検鏡用試料を作製した。観察表面は放射断面の割裂面を用いた。このことは木材の縦方向の割裂は仮道管相互間の細胞間層に近い部分でおこり、しかも有縁膜孔を2分断するので<sup>7)</sup>膜孔膜の形態を観察するのに都合がよいからである。

試料は厚さ2mm、縦横夫々7mmに仕上げられ、直径1cm、高さ1cmの円筒形のしんちゅうの試料台に導電性の接着剤で取り付けられた。さらによい2次電子像を得るために観察

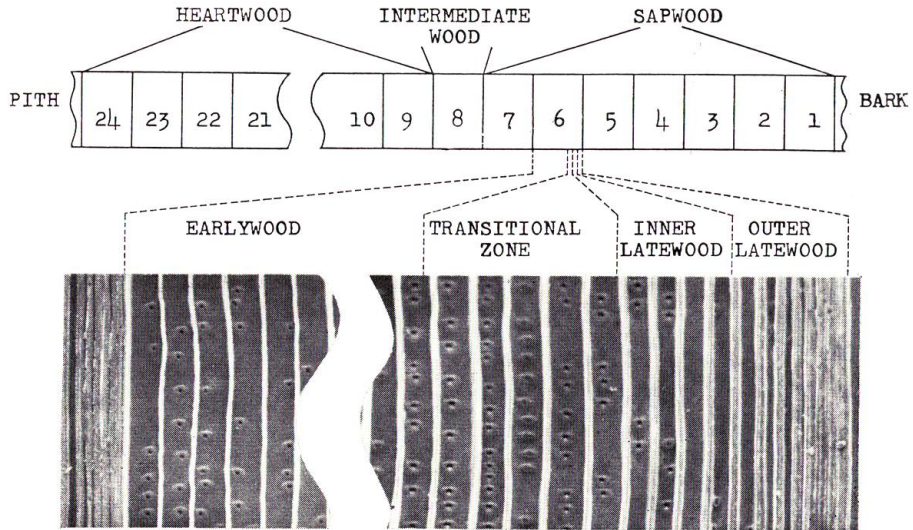


Fig. 2. Preparation of test specimen. Growth rings of the specimen core were numbered in turn from the cambium inward and divided into three regions; sapwood, intermediate wood and heartwood. Within each ring the observation was carried out, being divided into four zones, earlywood, latewood (inner and outer) and the transitional zone from the early- to the latewood.

表面には、 $5 \times 10^{-5}$  torr の高真空下で金が蒸着され、これを検鏡用試料とした。

### 3. 観 察

走査型電子顕微鏡 (JSM-2 型) による 2 次電子像 (加速電圧 25 kV) を観察し、 $45^\circ$  傾斜試料台を使用した。のそために写真は縦方向 (仮道管の長軸方向) 1 に対し横方向は  $\frac{1}{\sqrt{2}}$  の割合で拡大されている。

観察に際して樹幹内の各年輪には Fig. 2 に示したように、樹皮側から髓方向へ数えた番号 (年輪序数) をつけ、1 年輪内は、早材部、晩材部およびその移行部に大別され、さらに晩材部内は仮道管の太さに変化があるため、晩材部の内側と外側の 2 つの部分に分けて観察を行なった。

## III. 結果と考察

### 1. 試料作製過程における膜孔膜の変化

本観察においては有縁膜孔の膜孔膜形態を生立木中にあるがままの状態を観察することが目的であるが、明らかに試料作製操作中に生じたと思われる変化が若干あらわれたので、それらについてここで述べておく。

#### 1-1 アルコール処理による影響

有縁膜孔の膜孔膜を生立木中にあるがままの状態を観察するために本実験では、辺材部、心材部ともに材中の水分をアルコールで置換した試料を用いた。このことは、GRIFFIN<sup>(8),9)</sup> 以来

の種々の研究<sup>10),11)</sup>により、表面張力の低い液体で水分を置換した材<sup>12)</sup>、あるいは最近になって膜孔膜と膜孔縁との接着力を問題として、非水性の液体で含有水分を置換した材<sup>13)</sup>を乾燥した場合、膜孔膜は閉鎖を起こさず、辺材部においては膜孔室の中央部、すなわち生立木中での位置に保たれるということに準拠したものである。

さらに心材部においてもその含水率は繊維飽和点を若干上廻っており、小空隙中の自由水が存在する可能性が考えられるので、辺材同様アルコール処理を行なった。

しかしながら Côté<sup>13)</sup>らが報告しているように、アルコール、アセトン等の液体で処理した材の透過性試験の結果は生材時の値よりやや大きな値を示す等、材をアルコールに浸漬することにより、その閉鎖の状態あるいは膜孔膜の微細な構造は生材時に比べて幾分変化を生ずるものと思われる。そのために本実験においては生材をアルコールに2カ月間浸漬した材、生材をアセトンに2週間浸漬した材、無処理の気乾材、気乾材を2週間アルコール中に浸漬した材、凍結乾燥をした材について比較観察を行なった。

その結果、膜孔膜の膜孔室内での位置に関しては、本実験で行なった2週間アルコール中に浸漬した材と、2カ月間アルコール中に浸漬した材、アセトン処理材の間にはほとんど違いがなかったこと、さらに気乾材と気乾材を2週間アルコールに浸漬した材との間にも違いがなかったことから顕微鏡観察的範囲においてはほぼ本来的な生立木中での位置に保たれたことが推測される。

一方、膜孔膜の細かい構造に関してはアルコール処理によるとみられる若干の変化が観察された。すなわち photo 5, 7, 11 にみられるトールス上の小粒子は、アセトン処理材、気乾材においては一切観察されておらず、逆に2カ月間のアルコール処理材においては心材部をも含めたほとんどの膜孔膜上で観察された。このことから、これらの小粒子は生立木中では存在せず、アルコール処理により後から生じたものと思われる。又、心材部の膜孔膜上にみられる沈着物はアルコール処理により何らかの影響をうけていることは確実であろうが、この電子顕微鏡の範囲では気乾材との比較においてほとんど変化はみられなかった。

なお、今回の実験では凍結乾燥を行なった材の膜孔膜の形態について観察を行なったが、試片の大きさ等の点に問題があったと思われる、その目的を十分に達することができなかった。木材の微細構造、特に本実験におけるような針葉樹材の膜孔膜の形態をありのままに観察するためには、一般的には凍結乾燥法が最もよいと考えられるので、現在この方法の適用について検討しつつある。

## 1-2 膜孔膜の損傷

本実験で観察された膜孔膜と立木中におけるこれとの違いの一つとして、試料作製中の損傷、すなわち割裂試料面を作製するさいの衝激による破壊や膜孔膜の一部の欠落が考えられる。又、明らかに検鏡中に電子線を試料面に照射することによる損傷も観察された。

本実験で観察された膜孔膜における破損は、photo 22, 23, 29, 30, 38 の膜孔膜でみられる

トールスとマルゴ領域の境で生じている破損を除いてはすべて上述した何らかの試料操作中の影響により生じたものと思われ、立木中での膜孔膜はほとんど損傷を生じていないものと思われる。

### 1-3 膜孔環付近にあらわれる線状部

心材部の特に閉鎖して膜孔膜上に熟材化によるとみられる沈着物をもった膜孔膜では photo 25, 27, 29, 30, 34, 36, 38 等でみられるように、膜孔環付近には膜孔膜の外縁と同心円的に明るく輝いている線状のものが存在する。これは細い突起した線状部と解釈され、この存在は次のように考察することができる。すなわち生立木中では心材化による沈着物が膜孔膜をも含んだ膜孔室内(膜孔膜・膜孔縁表面)にはぼ一様に沈着し、連続した薄い層を形成していると思われる。試料作製のさいに有縁膜孔を細胞間層から裂開すると、この沈着物の連続薄層が切れて、沈着物が入り込めなかった膜孔膜の膜孔環付近に円状に連続した細い線を残すものと思われる。以上の理由から、写真上のこれらの白線は試料処理による一種の人為的なものとみなすことができる。

## 2. 膜孔膜の形態の観察

生立木中にあるがままの状態を観察された膜孔膜の形態、すなわち膜孔膜の基本構造、膜孔膜上の沈着物、膜孔膜の位置などを、辺材部、移行材部、心材部の別に観察した結果について述べ、若干の考察を行なう。尚、観察した膜孔はほとんど仮道管上に単列で存在していた。

### 2-1 辺材部(1~7年輪目)の膜孔膜形態

**早材部** 有縁膜孔の大きさは各年輪とも、早材部全域を通じてほぼ一定で、有縁膜孔あるいは膜孔膜の外形は繊維方向と直角方向に長軸をもつ円に近い楕円形である。Photo 1, 2はこの部分の有縁膜孔を夫々、仮道管内表面(内腔側)と外表面(細胞間層側)からみたものである。

一般的形態として膜孔膜は中央部に、あまり肥厚していない表面にやや凹凸のあるトールスもち、その周囲のマルゴ領域は多くのフィブリルからなる顕微鏡的に空隙の多い構造である。トールスから放射状に伸びたフィブリル(集束マイクロフィブリル)はトールスとの接合部付近と膜孔環付近で枝分れをし、特に膜孔環付近で枝分れしたフィブリル(非集束マイクロフィブリル)<sup>15)</sup>は横方向で別のフィブリルと交錯接合している。さらに photo 7 で明らかなように、膜孔環付近にはこれと同心円的に存在するフィブリル構造があるためにほとんど空隙がないほど密な構造となっている。又、マルゴ領域には放射状のフィブリル構造をつつみこむように非結晶性の介在物がわずかではあるが存在することがある。この物質は膜孔環付近にも細く帯状に存在している。これらの非結晶性物質の性質を明らかにすることは、後にでてくる心材化によるとみられる沈着物、あるいは年輪内の早材から晩材への移行部にあらわれる沈着物等の性質を明らかにすることとともに今後の重要な研究課題である。

この部分で観察された膜孔膜のほとんどすべては膜孔室の中央に位置していた。

以上、この部分の膜孔膜の一般形態について述べたが、その個々の間にはフィブリル構造

の密度において幾分の違いが存在した。すなわち Photo 5 のフィブリル構造はこの部分で最も多くあらわれた密度のものである。photo 6 のフィブリル構造は密で、むしろ網目状と思われる。photo 7 のようになりに粗なものも観察された。これら膜孔膜のフィブリル構造の密度の違いには、年輪序数、あるいは同年輪内での早材部の内側、外側による系統だった変化はみられなかった。

**早材から晩材への移行部** この部分の有縁膜孔は早材部のものに比べてやや小さくなり、形は円形に近くなっている。膜孔膜の大多数は Photo 8 でみられるように、基本構造では早材部のものに比べフィブリル構造は粗になり、膜孔環付近あるいは放射状のフィブリル上に存在する非結晶性物質はやや多くなっている。大半の膜孔膜は膜孔室の中央部に位置している。

しかしながらこの部分では photo 9, 10, 11 にみられるような、辺材部としてはかなり特異な形態の膜孔膜が少数ながらほとんどの年輪で観察された。Photo 9 で示したものは閉鎖した膜孔膜であり photo 10 は閉鎖した膜孔膜上にさらに薄く沈着物がついており、放射方向に伸びたフィブリルは数本が集束し、沈着物により被われている。Photo 9, 10 のいずれの閉鎖も、膜孔膜全体が膜孔縁と接着しているのではなく、放射状フィブリルは膜孔縁から浮き上がっている。Photo 11 の膜孔膜は、ほぼ膜孔室の中央に位置し閉鎖は生じていないが全体が沈着物で厚くおおわれていて顕微鏡的な空隙は存在しない。

**晩材部** 晩材部の内側で観察された有縁膜孔は、早材部、移行部のものと比べさらに小さくなり、繊維方向に長軸をもった円に近い楕円形である。Photo 12, 13 でみられるように、膜孔膜のツールズ、放射状フィブリル、そして膜孔環付近などに多量の非結晶性物質が存在する。マルゴ領域の非結晶性物質は横方向で交錯接合するフィブリル上に多く存在していた。この部分で観察された膜孔膜のほとんどすべてが膜孔室の中央に位置していた。

晩材部の外側では有縁膜孔は1年輪内で最も小さく、繊維方向に長軸をもつ楕円形である。Photo 3, 4 はこの部分の有縁膜孔を夫々、仮道管の内表面と外表面からみたものである。一般に膜孔膜のほとんど全面が非結晶性物質でおおわれている。Photo 15 ではツールズのまわりに部分的に非結晶性物質が薄くなっており、そこでは横方向に交錯接合したフィブル構造の存在が認められる。Photo 14 ではマルゴ領域に小円状に非結晶性物質が存在しないカ所が認められる。

この部分で観察された膜孔膜のほとんどすべては膜孔室の中央に位置していた。

## 2-2 移行材部 (8年輪目) の膜孔膜形態

**早材部・移行部・晩材部** 含水率的に辺材部と心材部の境界にあたるこの年輪では、膜孔膜の基本構造は辺材部のものと同型であるが、7年輪目までは全く観察されなかった閉鎖した膜孔膜や、沈着物の存在する膜孔膜があらわれ、心材化の影響を受けはじめているものと思われる。しかしながら、まだこのような影響を受けていない、辺材部で観察されたと同形の膜孔膜も多く観察された。Photo 16 は早材部の、photo 18, 19 は夫々晩材部の内側、外側で観察

された膜孔膜を示す。Photo 17は早材から晩材への移行部の膜孔膜を示すが、辺材部においてもこの部分には特殊な形態の膜孔膜が存在するために、この閉鎖が心材化によるものかどうかは明らかでない。

### 2-3 心材部 (9~22年輪目) の膜孔膜形態

**早材部** 心材部においても、有縁膜孔の形と大きさ並びにこの1年輪内での変化傾向は辺材部と同様である。

この部分では、膜孔膜の位置は様々であり、しかもほとんどすべての膜孔膜上には沈着物が存在するため、その形態は辺材部のように一様ではない。

Photo 20, 21, 22は9~13年輪目で観察された膜孔膜を示す。Photo 20では沈着物は少なく、膜孔縁と接着しているが数本の放射状フィブリルはうき上っている。トールスには膜孔口の形が印され、膜孔口は完全に閉鎖している。なお、従来トールスに膜孔口の形が印されるのは、レプリカ試料作製のさいの人工的な力によると考えられていたようであるが、この場合は明らかに生立木中において生じていたものであることが、本観察試料の作製過程から推測される。Photo 21では膜孔室の中央に位置しているが沈着物が存在している。Photo 22はトールスの一部を除いて膜孔縁と接着しており、全面に薄く沈着物が存在する。このように心材部の外側では、明らかにほとんどの膜孔膜に心材化による変化が生じてはいるが、その程度は低く、まだ水分の通導が幾分可能であると思われるものも若干観察された。

Photo 29, 30, 31は14~18年輪目で観察された膜孔膜を示す。Photo 29, 30では一様に沈着物が存在し、薄層状を呈している。トールスには膜孔口の形が付き、びったりとした閉鎖を生じていると思われ、心材部の早材部で最も多く観察された典型的な膜孔膜である。Photo 31はphoto 29, 30と同型であろうが、膜孔膜は膜孔室の中央より手前にあり、トールス上には、試料作製のさいに取り去られた膜孔口の形が印されていることから、取り去られた膜孔縁と接着していたものと思われる。膜孔膜が完全に取り去られていた有縁膜孔も多数観察されているので、この事実だけで膜孔膜と膜孔縁の接着の強弱をいうことはできないが、このようにかなり接着の弱い(すなわち、接着力が膜孔膜の強度より弱い)閉鎖をしているものがあらわれたのは興味あることである。以上のように、その閉鎖の強弱は別として、心材部の中央付近では大多数が薄層状に沈着物でおおわれ、閉鎖していた。

Photo 38, 39, 40, 41は19~22年輪目で観察された膜孔膜を示す。Photo 38は全面が閉鎖し、薄層状に沈着物が存在する。マルゴ領域にも部分的に非結晶性物質があらわれている。Photo 41はphoto 38と同形であると思われるが、膜孔は手前にあった膜孔縁と接着していたことがトールス上の膜孔口の形により推測される。Photo 39はびったりと閉鎖しているが、沈着物は極めて少ない。膜孔環付近には円周状にフィブリル構造があり、基本構造では辺材部、心材部とも同じであることがわかる。Photo 40では沈着物は存在しているが、位置はほぼ中央部であり、水分の通導は可能であろう。このように、心材部の内側で観察された膜孔膜の多くは

完全に閉鎖していたが、髄付近の2~3年輪ぐらいでは、少数ではあるが不閉鎖のものも観察された。

**早材から晩材への移行部** Photo 23, 24, 25は9~13年輪目で観察された膜孔膜を示す。この部分では、photo 23の形態のものが大多数を占め、マルゴ領域にはトールスから放射状に伸びた非結晶性物質が存在する等、辺材部のものと基本構造で一致する。しかしながら、その位置、ないし沈着物の存在において異なる。Photo 24はphoto 10とほぼ同形態である。Photo 25はphoto 11と同様であり、かつ他の同様の部分でも少数ながら観察された沈着物で厚くおおわれたものである。

Photo 32, 33は14~18年輪目で観察された膜孔膜を示す。一般にphoto 32の形態のものが大多数を占め、photo 33のように沈着物で厚くおおわれたものも少数ながら観察されている。

19~22年輪目においても、9~18年輪目と同様にphoto 23, 32に対応する膜孔膜が大多数を占めていた。Photo 42はphoto 11, 25, 33と同様の沈着物をもつ少数だけ観察された膜孔膜であるが、特に髄に近いこの部分では幾分異なり、マルゴ領域のフィブリルの間を充填している沈着物は粗い粒状を呈し、明らかに空隙が存在する。

**晩材部** 晩材部の内側で観察された膜孔膜の一般形態はphoto 26(9~13年輪目)、34(14~18年輪目)、43(19~22年輪目)で示すように、トールスが非結晶性物質、あるいは沈着物の影響によりやや肥大しているのを除いては、辺材部のものと基本構造では一致する。放射状フィブリルは、非結晶性物質、あるいは沈着物により数本が集束している。一般にこの部分では、ほとんどの膜孔がびったりした閉鎖を生じていた。

Photo 27, 28は9~13年輪目の晩材部の外側の膜孔膜を示す。Photo 27ではマルゴ領域に部分的に存在する小円を除いた全面に非結晶性物質が存在する。膜孔膜は膜孔室の中央に位置している。Photo 28では膜孔口を閉鎖していると思われるがマルゴ領域と膜孔縁の間にはややすき間があると思われる。膜孔膜には空隙が存在しない。

Photo 35, 36, 37は14~18年輪目の晩材部の外側の膜孔膜を示す。Photo 35の膜孔膜上には空隙が存在せず、膜孔口は著しく肥大したトールスにより閉鎖されていると思われる。このように全面が非結晶性物質、あるいは沈着物ですき間なくおおわれている膜孔膜には閉鎖を生じているものが多かった。Photo 36, 37のように、空隙の存在する膜孔膜には不閉鎖のものが多かった。Photo 37は、やや異なった基本構造をもち、非結晶性物質は全面には存在せず、トールスと放射状のフィブリルのまわりに集中的に存在している。

19~22年輪目の晩材部の外側の膜孔膜を示すphoto 44は、photo 37と同形の、この部分としてはやや異なった基本構造をもつものである。膜孔膜は閉鎖している。

以上より、心材部の晩材部外側の膜孔膜上には、非結晶性物質や沈着物がかなり厚く存在するために、膜孔膜の強度は強く、そのために膜孔室の中央に位置した膜孔膜が多数観察されたと考えられる。

#### 2-4 髓に密接する部分における有縁膜孔形態

髓を含む年輪における材部は、一次木部と二次木部に分けることができる。この部分では仮道管の太さが著しく細く、従って有縁膜孔も小さくなり、仮道管の太さにより早材部、晩材部の区別をすることは困難である。ここでは、仮道管にらせん状肥厚の存在する髓付近の一連の集団を一次木部、その他の部分を二次木部と考え<sup>16)</sup>、予備的に観察した有縁膜孔の形態を写真で示す。なお、試料は2週間のアルコール処理を施したものである。Photo 45, 46, 47 は二次木部の最も髓側で観察されたものを示し、夫々仮道管内表面からみたもの、外表面からみた膜孔膜のないもの、そして膜孔膜のあるものを示す。

Photo 48 は一次木部の仮道管のらせん状肥厚と有縁膜孔を示す。Photo 49 は仮道管内表面からみた有縁膜孔である。

#### 3. あて材仮道管における有縁膜孔形態についての予備的観察

正常材部における有縁膜孔の膜孔膜を観察するにあたり、あわせて観察したあて材の有縁膜孔の形態について予報的に紹介する。観察は2週間アルコール処理をした心材部の早材部について、photo 50 にみられるような仮道管に斜走裂目あるいは spiral groove の生じた典型的なあて材仮道管上に存在した有縁膜孔について行なわれた。Photo 51, 52, 53 は夫々、仮道管内表面からみたもの、外表面からみた膜孔膜のないもの、およびあるものを示す。有縁膜孔の大きさは正常材部のものに比べてやや小さく、膜孔膜上には位置的な早材部においても非結晶性物質が多量に存在する。

### IV. 結 論

トドマツ生立木から生長錐で採取したコアーを、アルコール中に2週間浸漬し、材中の水分を置換した材を気乾した試料について、有縁膜孔の膜孔膜形態を走査型電子顕微鏡で観察した。含有水分のアルコール置換により膜孔膜は、おおむね立木中にあるがままの状態を保ったと思われるが、これらの処理については今後さらに検討することが必要であろう。

観察の結果、立木中での膜孔膜形態、すなわち膜孔膜の基本構造（トールス・マルゴ・非結晶性物質）、膜孔室内での位置、膜孔膜上の後生的沈着物……などは、年輪内位置による有縁膜孔自体の形と大きさの違い、辺材部、心材部におけるような含水率の違い、その他の要因と関連して変化するが、おおむね次のように総括・結論することができる。

I] まず膜孔膜の形態のうちで、その基本となる大きさと形は生立樹幹の1年輪内においては早材部と晩材部とでかなり異なる。すなわち1年輪内を早材部、移行部、晩材部内側、同外側に分けると、有縁膜孔の形と大きさは、早材部が1年輪内で最も大きく、繊維軸に直角方向の長軸をもった楕円形であり、移行部では形は早材部と似ているがやや小さい。晩材部内側では移行部よりさらに小さくなり、繊維方向に長軸をもった円に近い楕円形となる。晩材部外側では年輪内で最も小さく、繊維方向に長軸をもつ楕円形となる。

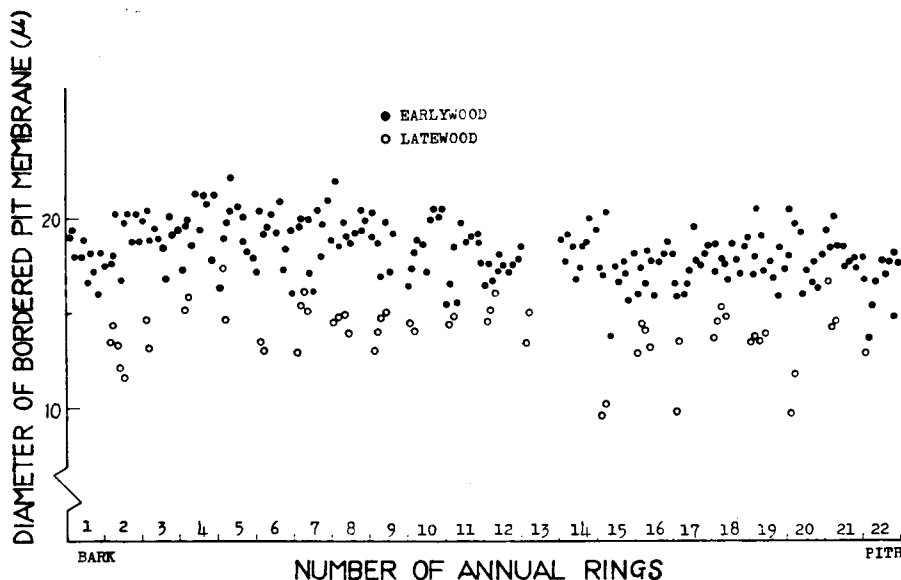


Fig. 3. Distribution of the pit membrane diameter, measured in the axial direction of the tracheid where the pit situated.

しかし樹皮から髓までの各年輪について、位置的に対応する部分の有縁膜孔の形と大きさを比べると、髓付近の2~3年輪を除いてはあまり変化がない。従ってそれらの膜孔膜の外形と大きさは対応的变化を示す。Fig. 3に樹皮から髓付近までの各年輪の早材部と晩材部外側の膜孔膜の直径を示した(測定は単列膜孔に限る)。45°傾斜試料台を使用し(p. 358参照), 一方向からの観察のため、繊維方向の直径についてしか計測することができなかったが、図より明らかに同一年輪における早材部(平均18 $\mu$ )と晩材部(14 $\mu$ )では、各年輪を通じて明らかに大きさが異なるが、年輪序数による早・晩材別の変化は極くわずかである。

膜孔の形と大きさが異なる場合、これは主として年輪内位置に関連するのであるが、これと関連して膜孔膜の基本構造である非結晶性物質の分布においても明確な違いがみいだされた。すなわち早材部の膜孔膜では、photo 6, 39などで明らかなように非結晶性物質はトールスと膜孔環付近にわずかに存在する程度である。又、photo 7, 38などのように放射状フィブリルの上に細く存在することもある。早材から晩材への移行部ではphoto 8, 32に示されるように、非結晶性物質は、早材部に比べて膜孔膜全体に占る割合をやや増したトールスと膜孔環付近に、早材部よりもやや幅広くあらわれ、さらにトールスと膜孔環の間にも放射状にあらわれてくる。Photo 12, 26, 43は晩材部内側の膜孔膜を示し、トールスと膜孔環付近に存在する非結晶性物質は、移行部のものよりさらに多くなり、マルゴ領域にも多量にあらわれてくる。Photo 15, 35は晩材部外側の膜孔膜を示す。非結晶性物質はほぼ全面をおおい、トールスに相当する中央の肥厚部と膜孔環の間に、ところどころ小円状に空隙が存在する程度である。以上のように膜孔膜上の非結晶性物質の分布は、早・晩材部で異なる有縁膜孔自体の形と大きさに

関連して変化する。さらに早材部でも小さい膜孔膜の上には幾分非結晶性物質が多く存在するようである。膜孔膜の厚さを早・晩材別にみれば、早材部は年輪序数を通して変化はほとんどないが、晩材部は樹幹内部の方が幾分厚くなる傾向がある。

マルゴ領域のフィブリル構造は、非結晶性物質で全面がおおわれていて観察が不可能なものを除いては、その粗・密は別として、膜孔の形と大きさの相違にかかわらず、基本的にはほぼ同様であることが認められた。すなわち、トールスから放射方向に伸びるフィブリル(集束マイクロフィブリル)は、トールスとの接合部や膜孔環付近で多数に枝分れし、特に膜孔環付近で枝分れしたフィブリル(非集束マイクロフィブリル)は互いに横方向で交錯接合している。更に膜孔環付近にはこれらとは別に、円周状に配列するフィブリルが存在し、かなり密な構造になっている。

フィブリル構造の密度は樹幹内のほぼ同一部分においても細密なもの、粗なものがあるが、一般傾向として、一年輪内においては晩材部より早材部が密であり、年輪序数による違いはほとんどないと思われる。

**II]** 膜孔膜の膜孔室内での位置、ならびに後生的に存在する沈着物は、辺材部と心材部において異なる樹幹内での含水率分布と密接な関係があった。供試木の7~8年輪目に肉眼的にも明らかな含水率の異なる境があり、Fig.1においてもその違いは明確である。この部分を境にして、材を辺材部と心材部とに分けることができ、膜孔膜の位置と沈着物の存否は両部において著しく異なる。又、心材部内でも辺材に近い9~10年輪目や髓付近の2~3年輪は幾分含水率が高くなっている。

これに伴い、膜孔膜の位置は辺材では、ごく一部の例外を除いてはすべてが膜孔室の中央に位置していた。一方、心材ではやや含水率の高い、辺材に近い部分と髓付近の一部では膜孔膜は膜孔室の中央に位置したり、部分的に不閉鎖のものがあったが、その他の部分では多くの膜孔膜は膜孔縁と接着していた。しかしながら、晩材部外側のかかなり肥厚した膜孔膜は、心材部においても含水率と無関係に膜孔室の中央に位置していた。

一方、膜孔膜上の後生的沈着物は、早材から晩材への移行部の少数の膜孔膜上で観察された特殊なもの以外は、心材部においてのみ観察され、かつ辺材部に近い若干の年輪を除いた、ほとんどすべての膜孔膜上に薄層状に存在していた。

心材部の膜孔膜は、その膜孔室内での位置と沈着物により、その程度には個々の間で若干の違いはあるが次の3グループに大別することができる。1) 膜孔膜は膜孔室の中央に位置し、沈着物が存在するもの。2) 膜孔膜は膜孔縁と接着しているが、沈着物がほとんど存在しないもの。3) 膜孔膜は膜孔縁と接着し、しかも薄層状に沈着物が存在するもの。なお、辺材部の大半の膜孔膜は、4) 膜孔膜は膜孔室の中央に位置し、沈着物は全く存在しないもの、といいあらわすことができる。

**III]** 最後に、樹幹内の各年輪における、早材から晩材への移行部には、少数であるが特殊な

形態の膜孔膜が系統的に観察された。この部分の大多数の膜孔膜は、先に述べた有縁膜孔の形と大きさに基づく基本構造をもち、その位置ならびに沈着物の存否においても、樹幹内の含水率分布と関係づけることができる。しかしながら、この部分では、それらの一般的基本構造をもちながら、辺材部においても閉鎖したものが存在したり、辺材、心材を通して、心材化により薄層状に存在する沈着物とは明らかに異なる粗粒子の沈着により被ふくされた膜孔膜が観察された。これらのことが樹幹内におけるどのような要因によってあらわれるのかは明らかでない。

## 要 約

走査型電子顕微鏡を使用して、生材状態におけるトドマツ仮道管の有縁膜孔の膜孔膜形態を観察した。膜孔膜を生材状態における膜孔室内の位置に保つために、試料は水分をアルコールで置換後室内に放置して乾燥された。観察の結果、次のことが明らかとなった。

- 1) 膜孔膜の基本構造は、1年輪内の早材部と晩材部とでは明らかに違いが存在したが、辺材部、心材部における違いは存在しなかった。
- 2) 辺材部の膜孔は、ほとんど不閉鎖であったが、心材部ではほとんどが閉鎖していた。しかしながら、心材部においても、辺材に近い部分や髄付近のやや高い含水率を示す部分では、部分的に不閉鎖の膜孔が少数ではあるが観察された。
- 3) 心材部のほとんどすべての膜孔膜上には、心材化によるとみられる沈着物が存在していた。
- 4) 一方、辺材部、心材部共に、早材部から晩材部への移行部付近では、心材化による沈着物とは異なると思われる沈着物で厚くおおわれた膜孔膜や、辺材部においても膜孔口を閉鎖した膜孔膜が、それぞれ少数ではあるが、ほとんどの年輪で観察された。

## 文 献

- 1) LIESE, W. (1964) The fine structure of bordered pits in softwood. Cellular Ultrastructure of Woody Plants; 271-290.
- 2) 古沢 清 (1954) クレオソート油によるカラマツ材への滲透について。林業試験場研究報告; 169-174.
- 3) KORAN, Z. (1964) Air permeability and creosote retention of Douglas-fir. Forest Products Journal; 159-165.
- 4) CÔTÉ, W. A., Jr. and R. K. KRAHMER (1962) The permeability of coniferous pits demonstrated by electron microscopy. Tappi; 119-122.
- 5) SEBASTIAN, L. P. and W. A. CÔTÉ, Jr. and C. S. CAAR (1965) Relationship of gas-phase permeability to ultrastructure of White-spruce wood. Forest Products Journal; 394-404.
- 6) LIESE, W. and J. BAUCH (1967) On the closure of bordered pits in conifers. Wood Science and Technology; 1-13.
- 7) KORAN, Z. (1967) Electron microscopy of radial tracheids surface of Black-spruce separated by tensile failure at various temperatures. Tappi; 60-67.
- 8) GRIFFIN, G. J. (1919) Bordered pits in Douglas-fir: A study of the position of the torus in mountain and lowland specimens in relation to creosote penetration, Journal of Forestry; 813-822.

- 9) GRIFFIN, G. J. (1924) Further note on the position of the tori in bordered pits in relation to penetration of preservatives. *Journal of Forestry*; 82-83.
- 10) LIESE, W. (1951) Über die Eindringung von oligen Schutzmitteln in Fichtenholz. *Holz als Roh-und Werkstoff*; 374-378.
- 11) THOMAS, R. J. and D. D. NICHOLAS (1966) Pit membrane structure in Loblollypine as influenced by solvent exchange drying. *Forest Products Journal*; 53-56.
- 12) HART, C. A. and R. J. THOMAS (1967) Mechanism of bordered pit aspiration as caused by capillarity. *Forest Products Journal*; 61-68.
- 13) COMSTOCK, G. L. and W. A. CÔTÉ, Jr. (1968) Factors affecting permeability and pit aspiration in coniferous sapwood. *Wood Science and Technology*; 279-291.
- 14) PHILLIPS, E. W. J. (1933) Movement of the pit membrane in coniferous woods, with special reference to preservative treatment. *Forestry*; 109-120.
- 15) 原田 浩・宮崎幸男・若島妙子 (1958) 針葉樹, 広葉樹両材の孔紋膜の構造に関する研究. 林業試験場研究報告; 59-85.
- 16) 田原正人 (1934) 植物形態学汎論; 69.

### Summary

Pit membrane morphology of the tracheid bordered pit of Todo-matsu, *Abies sachalinensis* FR. SCHM., grown in a plantation forest near Sapporo, Hokkaido, was examined by the scanning electron microscope. The material used was a radial cylindrical core taken at the breast height with an increment borer from a 25 year old standing tree trunk. Immediately after sampling, the core was soaked in alcohol to remove water, in order that the position of the pit membrane would be kept intact within a pit chamber.

From the sample core dried test specimens for observation under the microscope were cut off, from the sapwood to the pith as illustrated in Figure 2. The longitudinal radial surface of the wood studied was obtained by splitting. Each test specimen was mounted with silver paste onto a specimen stub (a copper block) and then coated with gold under vacuum ( $5 \times 10^{-5}$  torr). Observation was carried out by the use of JSM-2, Japanese make. Accelerating voltage was 25 kV, and the specimen stage was inclined at  $45^\circ$  from the horizontal.

Results obtained are as follows.

1) The basic structure of pit membrane apparently varied continuously within a growth ring from the earlywood to the latewood. Across a series of growth rings, no variation of the basic structure was observed when the corresponding positions within the growth ring were compared with each other, except in the innermost xylem where an unique structure of the entire pit was found.

2) In the heartwood, granular substances were often deposited on both the torus and margo, while in the sapwood no deposit was found in the earlywood and the latewood of each growth ring, with the exception of the transitional zone.

3) Most pit membrane in the sapwood were observed to be positioned at the center of the pit chamber, while in the heartwood most of them were aspirated.

4) In the transitional zone (even in sapwood), some pit membranes were covered with a certain amorphous substance which differs from the heartwood substances which are plentiful in the heartwood. Also in the transitional zone of most sapwood rings, aspirated pit membranes were often found.

5) The average size of pit membrane (axial diameter of pit annulus) was 18 microns in the earlywood and 14 microns in the latewood (Figure 3). There was almost no variation of these values throughout the entire wood, from the cambium to the pith at the breast height.

6) Examples of the typical outer appearance of pit membranes in the sapwood are shown in photo 6 for the earlywood pit, photo 15 for the latewood and photo 8 for the transitional zone. And in the heartwood, photo 30 for the earlywood, photo 35 for the latewood, and photo 32 for the transitional zone. The pit membrane of the first ring of secondary xylem (the innermost ring) is shown in photo 47. An inner surface view of a primary xylem tracheid is shown in photo 49.

### Explanation of photographs (1-54)

#### General appearance of bordered pit of Todo-Matsu (Photos 1-4)

**Photo 1.** A front view of a typical bordered pit of earlywood tracheid as seen from the lumen of the cell. The pit is so aspirated that a part of the torus is visible at the center of the pit through the pit aperture. There are a number of warts on the inner surface of the pit border and the surface of the cell wall.

**Photo 2.** Outer surface of the pit border of an earlywood tracheid as seen from the middle lamella (from the outer surface of the cell). The pit membrane has been removed artificially when split for specimen preparation. A number of warts are also there similarly to that in photo 1. This side of the pit border corresponds to the back side of the inner surface of the pit border shown in photo 1.

**Photo 3.** A front view of the outer latewood bordered pit as seen from the lumen side. A slit-like shape of the inner pit aperture is characteristic.

**Photo 4.** The outer surface of the pit border of a typical latewood bordered pit similar to that shown in photo 3. Pit membrane has been removed of course. Pit annulus, marginal zone of a pit chamber, however, is nearly circular.

#### Pit membrane of the sapwood bordered pit (1st to 7th growth ring from the cambium). (Photos 5-15)

**Photo 5.** A typical pit membrane in the bordered pit of the sapwood tracheid (7th ring). It has fine strings running radially from the torus to the marginal zone, and also tangentially in the marginal place where a net-like structure can be observed. Granular substances on the torus might be due to an artificial treatment with alcohol.

**Photo 6.** A pit membrane in the earlywood tracheid which has a netlike structure denser than the former, distributed on the whole region of the margo. Torus has been a little folded artificially and there are damages on the margo, which might be due to electron probe (2nd ring).

**Photo 7.** The pit membrane has a fairly coarse margo structure. This type of pit membrane is also rather popular in the earlywood tracheid, as well as that in photo 6. Two three bundles of fibril strings are running radially from the torus outwards to the margin. Strings are often branched around the torus and in the outer half of the margo. In the marginal zone of the membrane there are tangentially oriented strings (6th ring).

**Photo 8.** A typical pit membrane in the transitional zone from the early- to latewood (7th ring). There are less fibrillar strings, and some bundles of strings extend from the torus to the

annulus covered with amorphous substance. Amorphous substance appears also on the marginal zone of the pit membrane.

**Photo 9.** Partly aspirated pit membrane which was often observed only in the transitional zone. The marginal zone of the membrane is seen to be covered with amorphous substance (3rd ring). Some radial strings are bundled and covered with the deposited granular substances.

**Photo 10.** Another type of the aspirated membrane appeared only in this transitional zone. Both the margo and torus were deposited with small amount of chemical substance just like as in the heartwood. Strings appear to be connected into bundles with the substance (3rd ring).

**Photo 11.** This type of pit membrane was also often observed only in the transitional zone. It had been usually densely covered with deposit substances. The membrane illustrated here is thought to be damaged during the specimen preparation (4th ring).

**Photo 12.** A typical pit membrane appeared in the inner latewood zone. On the pit membrane, especially on the margo and the pit annulus there appears much amorphous substance except the middle zone of it (3rd ring).

**Photo 13.** Nearly the same type as the former (4th ring).

**Photo 14.** A typical pit membrane appeared in the outer latewood zone. Most part of the pit membrane is covered with the amorphous substance except the middle zone of the margo (4th ring).

**Photo 15.** Nearly the same type as the former (7th ring).

#### **Pit membrane in the intermediate wood (8th ring) (Photos 16-19)**

**Photo 16.** A typical pit membrane of the earlywood tracheid of this region. The pit is unaspirated and usually deposited with fine granular substances.

**Photo 17.** An aspirated pit membrane often appeared in the transitional zone from the earlywood to the latewood of the intermediate wood, as well as of the sapwood. In this picture less deposit is found than the former.

**Photo 18.** An unaspirated, deposited pit membrane appeared in the inner latewood.

**Photo 19.** A typical pit membrane in the outer latewood, covered with a thick deposit layer. Fundamental structure of the membrane is thought to be corresponded to that in the sapwood, e. g., to that in photo 15.

#### **Pit membrane in the outer heartwood region (9 to 13th rings) (Photos 20-28)**

**Photos 20-22.** Examples of the pit membrane often appeared in the earlywood of this heartwood region; photo 20 illustrates a completely aspirated and less deposited membrane in 9th ring and photo 21 shows an unaspirated and moderately (as in this region) deposited one in 11th ring, and in photo 22 a pit membrane which has a margo tightly contacted to the outer surface of the pit border and has incompletely aspirated torus is illustrated (12th ring).

**Photos 23-25.** Some examples of the pit membrane appeared in the transitional zone of this region are shown. Photo 23 illustrates a typical pit membrane observed most frequently in the region; completely aspirated and covered with rich deposit (13th ring). In photo 24 the torus is tightly contacted with the pit aperture and every few radial strings of the margo are connected into bundles (11th ring). Photo 25 is also an example of the membrane often appeared in this region. It is covered with considerably dense layer of the deposit material. Aspiration is complete with no doubt. The crack of the margo might be an artificial damage (12th ring).

**Photo 26.** Typical pit membrane appeared most frequently in the inner latewood, being completely aspirated and densely covered with deposit materials (13th ring).

**Photos 27 and 28.** Illustrated is two examples appeared in the outer latewood of this region. Photo 27 shows an unaspirated and densely deposited membrane which has some radial openings in the margo and has a circular line on the outer margo region (9th ring). Photo 28 shows an incompletely aspirated and closely deposited torus and margo.

#### Pit membrane in the middle heartwood region (14-18th rings) (Photos 29-37)

**Photos 29-31.** Examples in the earlywood of the region; photos 29 (16th ring) and 30 (17th ring) show aspirated pit membrane. The former shows bundles of strings covered with the deposited material, while the latter has been deposited more thickly and densely than the former. Thin circular line (bright line in the photograph) is evident near the pit annulus of the margo. The line was often observed from the middle heartwood region inward, on the surface of the margo which is densely covered with deposit material. Photo 31 is the case of unaspirated (17th ring). But the torus appears to be contacted with the pit aperture of the border in this side, which has been removed in the picture. Margo has been damaged, maybe, artificially.

**Photos 32 and 33.** Pit membranes in the transitional zone from the earlywood to the latewood. Membrane in photo 32 is the typical in the zone concerning the aspiration and deposit layer. A part of the margo has amorphous substance which is thought as one of the fundamental structure (17th ring). The latter photograph shows a markedly dense deposit on this margo and the torus which is appeared to be incontacted with the pit aperture. In this case liquid hardly pass through the membrane, although the pit is not aspirated (15th ring).

**Photo 34.** Pit membrane observed most frequently in the inner latewood of this region (14th ring). It is completely aspirated and covered with fine deposit substance. The circle line on the margo of the pit is also can be seen.

**Photos 35-37.** Pit membranes appear in the outer latewood next to the former. Compared with the former, deposit material in photo 35 (15th ring) is rather granular and so dense that there is no openings. Shape of the torus is unique; it appears to be markedly thick and contacted with the pit aperture. Membrane in photo 36 (16th ring) is observed to be unaspirated and there are openings of the margo, oval or slit-like. Deposit is rich, maybe, on the fundamental amorphous substance film. In photo 37, the amorphous substance layer on the fibril strings are poor than the former (18th ring).

#### Pit membrane in the inner heartwood (19th-22nd rings) (Photos 38-44)

**Photos 38-41.** Examples of the pit membrane observed in the earlywood zone of this region. Photo 38 shows the typical membrane completely aspirated and covered with rich deposit material (19th ring). In photo 39 the membrane is completely aspirated, while small amount of material deposit on the membrane, showing rather clear radial strings and amorphous substance layer of the margo of the pit (21st ring). In photo 40 a pit membrane, unaspirated and deposited with less material is shown. This is also often observed in this wood part. Photo 41 illustrates that the torus had been slightly contacted with the aperture of this side of the border, showing a mark of the evidence.

**Photo 42.** Membrane often observed in the transitional zone from the early- to the latewood. Although rich deposit can be seen, there are a number of fine openings (21th ring).

**Photos 43 and 44.** Pit membranes appeared in the inner and outer latewood. Photo 43 (19th ring) shows a typical pit membrane of the inner latewood, similar to the photo 34. The aspi-

ration is complete and the deposition is also remarkable. Photo 44 is from the outer late-wood (19th ring).

**Pit in the innermost ring including pith (Photos 45-49)**

**Photos 45-47.** Bordered pit in the innermost secondary-wood ring (next to the first ring including the pith). Photo 45 shows a face view of an earlywood tracheid pit as seen from the lumen side, illustrating a small pit aperture and a pit cannal. Photo 46 gives the outer surface of the pit border, showing a small pit aperture and smooth surface with no warts. Photo 47 shows the pit membrane of which torus and margo in part are partly covered with amorphous layer.

**Photos 48 and 49.** Spiral thickenings (photo 48) and a bordered pit (48 and 49) in the primary xylem tracheid.

**Examples of some modifications of bordered pit (Photos 50-54)**

**Photos 50-53.** Photographs dealing with special structure of the compression wood tracheids of Todo-matsu, indicating the bordered pit. Photo 50 shows cracks and spiral grooves in their inner wall surface. Photo 51 shows a face view of a bordered pit, indicating a diagonal groove across a pit. Photo 52 illustrates the outer surface of a bordered pit seen from the middle lamella. No pit membrane is there because of the removal during the specimen preparation. The surface corresponds to the back side of that in photo 51. Through the pit aperture there can be seen a part of the spiral thickening. Photo 53 is an aspirated membrane in a heart-wood reaction wood tracheid, showing rich deposit on the amorphous layer which is thought to be there on the torus and the margo.

**Photo 54.** An example of pit membrane modified from the basic morphology stated above. Air-dried without any treatment (4th ring, Sapwood).

