

これからの組織・構造・材質研究

日本木材学会 40 周年記念事業委員会
分野別シンポジウム実行委員会

本冊子は、40周年記念大会終了後に分野別シンポジウム「組織構造分野」の話題提供者である、佐伯浩、深澤和三、緒方健の三先生にお願いして、当日の講演要旨をとりまとめていただいたものです。当日の話題提供者は三先生の他に、UBCのRobert Kennedy先生とNew York州立大学のW. A. Côté先生でした。本来は5人全員の講演要旨をとりまとめるべきですが、Kennedy先生の講演内容は後日、Wood Science & Technologyに掲載される予定なので、原稿はいただいておりますが割愛いたしました。Côté先生は、自分の講演はスライドが主体なので原稿は書かないと当初から申されておりました。

佐伯、深澤、緒方、三先生は、本年3月末日に定年を迎えられ、今まで携わってきた仕事・職場を離れられました。三先生はいずれも組織・構造・材質の研究分野で長年に亘って研究を蓄積されて来られた方です。来し方を振り返り、行く末に思いを込めて、これからの研究のあり方を提言していただくことが狙いでした。

これからの組織・構造・材質の研究は、今までと同様、いやそれ以上に格段に重要であり、飛躍することが求められていると思います。本冊子がそれを果たしていくために必ず役に立つと信じております。

岡野 健（取りまとめ責任者）

組織構造研究の課題とあるべき姿

京都大学名誉教授 佐伯 浩

この40年は、木材組織のミクロ（光顕レベル）・超ミクロ（電顕レベル）の構造研究が大いに進展した時代であった。40周年にあたり、この間の研究成果の点検・評価・反省を行うとともに、次代の発展のために、組織構造研究の課題とあるべき姿について考えを述べてみたい。ただし、樹種識別や系統学的研究に関わる研究課題を除き、ここでは主に、組織構造の形成からその実態の追究・解明の研究ならびに材料の特性としての組織構造の研究を念頭においている。これらの研究は、この40年の間、脚光を浴びて展開されてきたが、さらなる発展のために、それぞれの研究において、以下の①～⑤について、推進・展開を図る姿勢が必要ではなかろうか。

- ①方法（試料作製、観察手段・方法）の前進
- ②ミクロ・超ミクロ構造から分子機構・分子レベルの研究へ
- ③ミクロ・超ミクロ構造からマクロ・幹レベルへの展開
- ④ミクロ・超ミクロ構造と木部・幹の機能との関連性の追究
- ⑤ミクロ・超ミクロ構造と材料の諸性質、加工・改質との関連性の追究

1. 観察・計量法などの研究手段・方法のたゆまぬ前進を！

組織構造分野の研究では、観察装置、試料の作製、像の記録・処理・計量などの手段・方法の進歩が研究の成否・進展を左右すると言っても過言ではない。この40年は手段・方法が著しく進歩した年代であったが、次代に向かって一層の改善・前進が望まれる。

①透過電子顕微鏡TEM

セルロースミクロフィブリルの形態や構造、細胞壁の層構成の研究などで成果が得られた。より高分解能で、原構造（組織・細胞が本来もっている構造）に限りなく近い姿を求めて、常に方法を革新して行くことが要求される。これまでも‘常法’となった方法が次々に改められてきた。現在有効とされている手段・方法に、急速凍結置換固定法、フリーズフラクチャー・エッチング法などの凍結技法や免疫細胞化学があり、また、レプリカ法も改善が計られている。これらによる成果が期待されるとともに、木材の組織構造の研究に適した方法の開発へ一層の前進が望まれる。

②走査電子顕微鏡SEM

70年代に普及し、木材・木質材料の構造研究に大きく貢献した。詳細は木材学会誌総説（佐伯1990）を参照されたい。

汎用型SEM：光顕より分解能が高く、構造を立体に捉えられるという特長から木材・木質材料の構造観察に常用されるようになった。この特長のもつ意義は大きく、組織構造の研究ではSEM観察を欠くことはできない。また、試料作製が容易で、試料形態に制約が少ないことから木質材料の構造研究に活用されている。

超高分解能型SEM：1nm以下の分解能をもつ装置が開発され、超超ミクロのステレオ観察に期待されているが、試料作製上の問題やその他の制約から、まだ十分な成果が得られていない。今後の進展が望まれる。

③光学顕微鏡

試料の樹脂包埋と薄切片（1～2μm）の作製は光顕法に一つの成果をもたらしたが、切片寸法に制約がある。通常のスライディングマイクロームによる切片作製では、軟化法やナイフについての問題の解決・改善が望まれる。

④画像解析装置

装置の普及ならびに手法の開発により、構成要素の寸法の測定、形・分布の計量が容易になり、成果が得られている。また、フーリエ変換画像処理は形態の計量法に新たな可能性を提示している。

方法の可能性を追究するとともに、応用への展開が望まれる。

⑤ニューマイクロスコープ

トンネル顕微鏡、原子間力顕微鏡、レーザー顕微鏡などが続々と登場してきている。それぞれに制約・限界があるが、それらは時とともに改善されていくものであるから、木材の組織構造への試用、活用に積極的な姿勢が望まれる。

2. 木部形成、形成層からの分裂・分化の本質を追え！

形成層の研究は組織構造分野での最重要研究課題の一つである。演者と形成層との出会いは、Meier(1959)の研究によるものであった。以後、形成層帯・分化帯を細胞壁の構造形成の研究に利用したが、はたして形成層と木部分化の本質をどれだけ理解できたであろうか？

①形成層による組織形成の本質・全容の解明

木部構成要素の個体発生、組織の形成の各段階における細胞学的・生化学的イベントについて、例えばGahan 1988が仮定的に提示しているが、樹木の形成層についての研究を精力的に行う必要がある。これらの研究には細胞生物学的・分子生物学的な深まりが要求される。

②構成要素の形態・細胞壁形成（形態的発達経過）の解明

針葉樹材については解明が進んでいるが、広葉樹材の研究は不十分で、形成層からの分裂・分化・成熟に関して三次元的に把握する必要がある。

③形成層活動

細胞形成の季節変化が刺針法などにより捉えられ、データが蓄積されつつある。しかし、形成層における細胞形成と樹木の成長、特に伸長成長と葉の展開、光合成経過、開花などとの関連性が把握されていない。年輪（成長輪）形成を樹木のPhenologyの一環として捉えられなければならない。成長と年輪構造・材質との関係、材形成に及ぼす環境劣化の影響などを考える上で必須のことではなかろうか。

④面ないし幹レベルでの木部形成の把握

らせん・交錯木理、波状木理などの形成や層階状構造の現れ方など、広い材面に現われる組織の特徴の発生経過について理解を深める必要がある。利用の観点からも、もっと取り組まれてよい課題と思われる。

3. 木質細胞壁の構造、超微構造の解明へ！

組織構造分野での最重要の研究課題の一つで、木材実質の基本構造の解明を目指して力を尽くす必要がある。

①各構成要素の壁層構造

針葉樹材、広葉樹材主要構成要素の壁層（一次壁、二次壁各層）の構造（CMF配列と化学成分分布）の概要はおおむね解明された。CMF配列のタイプに直交（あるいは疑似直交）構造とヘリコイド構造が示されているが、紡錘形細胞と等径的細胞との違い、細胞の伸長・拡大や壁肥厚の仕方さらには細胞の機能との関わりなど、CMF配列の決定要因を探る必要がある。

②セルロースミクロフィブリルCMFの形態・構造

CMFの形態・寸法（負染色法、回折コントラスト法）、結晶構造（位相コントラスト法、電子回折）で大きな成果が得られた。セルロース研究会も発足し、さらに進展が期待される。木材細胞壁のCMFについては、結晶芯の回りの準結晶領域の存在や、長さ方向の構造の解明が望まれる。

③CMFの生成・堆積、特に樹木の木部細胞二次壁の生成機構と構造の解明

樹木の木部細胞二次壁形成時におけるTCの分布密度やCMF生成・成長の様子、堆積と配列制御の機構の解明が望まれる。凍結技法を用いた最新の研究に期待している。さらに木質細胞壁では、細胞質内でのマトリックス成分の生成・輸送、膜外での堆積と分布の追究も重要課題である。

④木化（二次）細胞壁の構造モデルの模索

木質細胞壁の高次・複合構造についてKerr & Goringのモデル（針葉樹仮道管二次壁）があり、よく用いられているが、いつまでもこれを用いてよいのか？ 上記③の研究を通じて、CMFの堆積構造、マトリックス成分の堆積とその分布などを計量的に捉えて細胞壁モデルを創ることが望ま

れる。生化学的研究から寺島ら（1993）が示した分子構造モデルとも突き合わせて、より完成度の高いものを目指すべきである。

4. 細胞構成・細胞壁構造と木部・樹幹の機能との関わりを追究せよ！

機能に関連する研究は樹木の科学として意義があるが、それらはまた木材材質・利用と深く関わる内容を含んでいるので、材質研究上の意義も大きい。

①機械支持機能

幹における成長応力の分布とその発生機構について、一連の優れた研究がなされており（奥田ら）、その成果が期待される。一方、あて材の構造とその形成経過などがTEMやSEMを用いて解明され、成果が得られている。今後、重力その他の刺激が樹木組織でどの様に受けとめられ、あて材形成につながるのか、その機作や分子機構の解明へと研究が進むと思われる。また、あて材形成と幹の方向性運動とのつながりの実証的解明、幹の曲がりや、伐木後の丸太や製材品の割れや狂いとの関連など、利用面を視野にいたした研究が望まれる。

②水分通道機能

最近、立木中への染色液の注入などの実用面の研究がなされているが、スーパーアポプラスム系（管状要素による輸送系）の全体構造と水の通道の実態の解明へと進むことが望まれる。組織構造の面では、特に道管の長さやネットワークについての基礎データが欠けている。早急に調査・研究が進むことを願っている。道管の分化の三次元的解明、せん孔の形成・機能の開始時期の把握、早材道管（仮道管）と晩材道管（仮道管）の役割分担などの細かい問題もある。木材利用の立場からは、心材を含めた幹内での特異な含水率分布と水分移動、多湿心材・水喰い材の発生、霜割との関係なども重要な課題である。

③養分貯蔵

心材化に関連して柔細胞の挙動・役割の組織化学的研究がなされてきたが、今後は、スギの黒心や有用・有効あるいは有害成分の生成・蓄積など、個別の問題がもっと取り上げられてよいと思われる。

5. 「組織と材質」の研究の再構築を！

材料科学における組織構造研究の役割を考えれば、物性その他の諸性質との関連、加工・利用上の特性との関連、すなわち、「組織と材質（その関連性）」の研究は重要な研究課題である。これまでの成果を点検・評価するとともに、次のように自問して、材質との関連性の究明に向かって研究が進むことが望まれる。

①ミクロ・超ミクロの構造と材質との関係を現実に追究しているか？

基礎的な研究であっても、その研究の‘まえがき’には木材の性質・利用との関連をうたっている場合が多い。しかし、それが‘まえがき’だけに終わっていないだろうか？ 材質との関連に少しでも踏み込んでほしい。

②材形成、ミクロ・超ミクロの構造を製品寸法のスケール、実在大の木材での組織構造の問題として展開しているか？

木材の極めて小さいブロックの組織構造の研究にのみ閉じ込めていないか？特に、演者も含め電子顕微鏡を用いている研究者の自戒すべきところである。小試料を用いても、実際に使用される材料の組織構造の問題解明につながらなければならない。

③木材の加工・改質処理に関する最近の進歩を組織構造の分野の目でどのように捉えているか？

どのような加工・処理にせよ木材組織・細胞壁に対して行われる限り、組織構造がどの様に関わり、変化を受けているか検証してみる必要がある。協同研究となる課題も多いと考えられる。

6. 研究会活動の再生・活性化を図れ！

組織構造分野の研究を推進させるために「組織と材質の研究会」の活動の再生・活性化を図る必要がある。

①組織と材質の研究会

最新の研究についてのシンポジウムの開催や総合研究（文部省科学研究費、大学所属の会員による）の企画などが活性化の方途として考えられる。「組織と材質の研究会」の発足当初の記録をみると（資料参照）、極めて活発に研究会活動を行っていたことがわかる。先達の努力に学ぶべきであろう。

②木材学会他分野（研究会）との交流

学会大会の規模が大きくなり、発表スケジュールが混み合って他分野の研究発表を聞く機会が持てなくなっている。従って、研究会として、他分野の研究会会員にシンポジウムへの話題提供を依頼したり、合同研究会を開催するなど、交流を図る必要がある。

③他の専門学会への参加と交流

研究内容により他の専門の学会に入って活動されている会員も多いと思われる。シンポジウム、研究集会の開催に当たって、それらの学会のメンバーに話題提供を依頼するなど、研究会として交流をもつことが望まれる。

④国際的研究活動・交流

今回の学会がその好例であり、また、これまでも多くの会員がIAWA、IUFROなどの研究集会・研究部会に参加されているが、これらの国際学会・研究会の情報の提供、参加者からの報告の取りまとめなど、研究会として取組み、推進することが望まれる。

組織構造分野の研究の進展は、もちろん個々の研究者の研究の進展があつてのことであるが、研究者相互の協力の場合としての研究会活動にも積極的に関わっていただき、外に開く方向で活性化されることを切に願って終わりとする。

【資料】 組織と材質の研究会—発足当初の記録

1956（昭和31）年、「組織と材質」に関連して各研究分野での問題や知見を討議する場として「木材の組織と材質の懇話会」が設けられ活動していたが、1958年から木材学会で研究会が組織されることになり、懇話会は発展的に解消され「組織と材質の研究会」が発足した。

☆「木材の組織と材質の懇話会」

〔開催場所〕

- | | | | |
|----------------|-----------|-------------------------|-------|
| 1) 1956. 5.15 | …… | : 懇話会発足打合せ | [林試] |
| 2) " . 6.12 | 蕪木（林試） | : 木材の収縮変形からみた材質分類の問題点 | [林試] |
| 3) " . 7.10 | 島地（東大農） | : カシ属植物の解剖学的性質とその類縁について | [林試] |
| 4) " .10.16 | 山名（鉄技研） | : 木材の微細構造の研究の応用面 | [林試] |
| 5) " .11.12 | 原田（林試） | : 木材の孔紋膜の微細構造 | [林試] |
| 臨) " .11.30 | 四手井（京大農） | : 森林の密度効果の問題について | [林試] |
| 6) " .12.11 | 加納（林試） | : 木材の品質区分 | [林試] |
| 7) 1957. 1.16 | 小原（千葉大） | : 木材識別上よりみた古文化財 | [林試] |
| 8) " . 2.13 | 小林・須藤（林試） | : 木材のカード式識別法について | [林試] |
| 9) " . 3.13 | 鈴木（東大農） | : 木材の収縮と細胞膜構造との関連について | [林試] |
| 10) " . 4. 9 | 岡田（林試・北） | : 林業（育種）の立場からの意見 | [林試] |
| | 寺沢（林試） | : 木材加工からの意見 | |
| 11) " . 5.10 | 沢田・山井（林試） | : 木材強度の異方性について | [林試] |
| 12) " . 6.14 | 加納・蕪木（林試） | : 木材の試験法についてのひとつの問題点 | [林試] |
| 13) " . 7.11 | 枝松（林試） | : スギ小丸太から製材された正角の品質 | [林試] |
| 14) " . 9.12 | 山名（鉄技研） | : 新ミクロトームについて | [鉄技研] |
| | 林（東教大農） | : 検鏡用木材切片の作製法について | |
| 15) " .10.15 | 中戸（西京大農） | : 顕微鏡的構造と異方性収縮 | [京大] |
| | 佐道（京大農） | : 木材の物理的性質と化学成分の関係 | |
| 16) " .11.14 | 横田（林試） | : 木材の物理化学性と組織 | [林試] |
| 17) " .12.19 | …… | : 懇話会運営方針の検討 | [林試] |
| 18) 1958. 1.16 | 加納（林試） | : 今後の研究計画について | [林試] |
| 19) " . 2. 6 | 須藤（林試） | : 今後の研究計画について | [林試] |

- 島地（東大農）：I AWAの木材解剖用語集の検討についての提案
- 20) “.3.13 小林（林試）：今後の研究計画について [林試]
- ☆『組織と材質の研究会』 1958年4月の発足から第10回研究会まで
- 1)1958.4.12 加納 孟（林試）：幹のなかのフシのあらわれ方と材質との関連 [林試]
島地 謙（東大農）：I AWAの木材解剖用語集について
- 2) “.5.16 林大九郎（東教大農）：新しく考案した検鏡用木材切片の作製法 [東教大農]
- 3) “.6.13 島地 謙（東大農）：解剖学的性質によるブナ科樹種の系統関係について [林試]
- 4) “.11.14 長友貞雄（農林科学研究所）：パルプと細胞膜について [林試]
- 5)1959.1.16 細井駿雄（東大農）：紙パルプ工業における繊維形態の問題点 [林試]
- 6) “.4.11 〈木材と水の研究会と合同例会〉 [東大農]
細井駿雄（東大農）：木材の収縮膨張の異方性について
中戸莞二（京大農）：木材の横断面における異方的収縮の機構
鈴木 寧（東大農）：木材の収縮に関する二、三の構造因子
- 7) “.8.14 原田 浩（林試）：オーストラリア林産研究所案内（その1） [林試]
- 8) “.9.18 “（”）： “（その2） [林試]
- 9)1960.4.3 〈シンポジウム：木材の構成要素率について〉 [東大農]
貴島恒夫（京大木研）：一般事項について
平井信二（東大農）：本邦産主要樹材の構成要素率について
丸山幸平（新大農）：構成要素率の測定法について
- “ . “ 〈合同研究会—組織と材質・木材と水・木材強度研究会〉 [東大農]
小倉武夫（林試）：木材乾燥中に発生する応力問題
- 10) “.7.15 岩川盈夫（林試造林）：林木育種上からみた材質区分ほか [林試]

顕微化学的組織構造研究の新しい展開

北海道大学名誉教授

深澤和三

1. はじめに

ウッディエンス第27号に述べたとおり、研究に入った当初の頃の私の興味はラジオアイソトープと顕微分光法であった。前者はベータ線による密度計や、オートラジオグラフィである。結局RIは、あまり使わなかったが、軟X線法による年輪解析と、蛍光顕微鏡に繋がっていった。後者は顕微鏡視野での定性・定量化学である。当初は可視光での測定で、放射線細胞核のDNA染色を行い、それを定量するために用いていた。その後、北大に移って紫外線顕微鏡を設置することが出来、主にリグニンの組織化学の研究に取り組んできた。

現在北大では2台目のUV顕微鏡が稼動しており、昨年度はレーザー顕微鏡を設置することが出来、蛍光による細胞内の物質の検出と、その3次元構築ができるようになった。また大学院最先端設備費で生物組織画像解析システムを、設置することが出来た。その紹介も兼ねて述べていくこととする。

生物の多様性という言葉がブームである。生命の複雑な進化と共に、この言葉があり、種の分化と深く関わっている。種の多様性は、また最近の話題である遺伝子の発現・制御といういわゆる分子生物学の分野と関連している。これは基本的に細胞という原基本型から出発して、いろいろな形態・成分に分化し、いろいろな機能を持つためによる。

木材の多様性も、樹種による組織構造・化学成分の違いなど多く示されてきた。化学成分の多様性については、どちらかというと抽出成分で報告されており、いわゆるケモタクソノミーの主要領域として扱われていた。木材の3大成分の一つであるリグニンについては針葉樹・広葉樹の違いを問題にするだけで、それほど取り扱われてはいない。これはリグニンの基本的性質が非常に複雑なことから、リグニンの組織化学が発達していなかったことによる。

リグニンはフェニルプロパン体を基本骨格としているが、メトキシル基の量により、4-ヒドロキシフェニルプロパン構造(Hリグニン)、グアイアシルプロパン構造(Gリグニン)、シリングルプロパン構造(Sリグニン)に分けられる。Hリグニンは主に、単子葉植物のイネ科、Gリグニンは裸子植物に含まれ、SリグニンはGリグニンと混在して(GSリグニン)、双子葉植物に含まれる。これらのリグニンが細胞壁の中で、どのように分布するか、どのような多様性をもっているかを明らかにしようとして研究を進めてきた。ここでは今まで得た結果の概要について報告する。

2. 実験方法の展開

2.1 呈色反応

木材切片の染色として、フアストグリーンがセルロース、サフラニンがリグニンを染めるとして、いわゆる2重染色が慣用的に用いられる。定性・定量的に用いるには、呈色反応が安定であること、SリグニンとGリグニンが染め分けられること、スペクトルによる数値がとれること、などが望ましい。フロログルシン塩酸反応(ウイスナー呈色反応)はリグニン中におけるシナムアルデヒド基を検出するもので、570 nm付近に極大吸収を持つスペクトルが得られる。モイレ反応は針葉樹で黄褐色、広葉樹で赤紫色を呈することから、両材の識別に用いられてきた。この相違は、主としてオーキノン構造の着色の相違に由来している。G核に由来する染色は400-700 nmにわたる領域で、吸収極大を持たないが、S核に由来する染色は520 nm付近で極大吸収を持つスペクトルが得られる。定性・定量に関する数値化に耐え得るスペクトルを得るために、切片の作成、染色方法が確立された。

2.2 紫外線(UV)顕微鏡

リグニンの芳香核に由来する紫外線吸収を利用したものである。核酸の定性・定量のために開発されてきたものであるが、リグニンのトポケミストリーに威力を発揮するようになった。紫外線は短波長のため、解像力はあがるが、目に見えず、吸収されやすいので、光源・レンズ・ビント合わせ・露光時間など装置に注意が必要であり、定量に値する写真を得るためには、良質な切片を作らなければいけない。写真ネガの濃度をマイクロデンシトメータで解析して、リグニン量を求める。

2. 3 顕微分光光度計

顕微鏡視野の微少部分で、物質の光吸収分析を行うものであり、上記のUV顕微鏡を母体にして発展してきた。光源の分光をモノクロメータで行い、微少部分の吸光・波長分析を行う。最近ではコンピュータにより波長分析や、吸光分析が自動的に測定され、プリント・アウトされる。筆者は本研究を進めるに当たって、初期の単純なUV顕微鏡に続く第2世代のものとして、ライツのUV顕微鏡（モノクロメータがつき、微少測光が出来るようになったもの、全て手動）、第3世代のものとしてツァイスのUV顕微分光光度計（MPM01型、手動であるがステージの自動走査を行って、2次元の吸光分析が行えるように工夫したもの）、第4世代のものとしてコンピュータ自動処理が出来るツァイスのUV顕微分光光度計（UMSP80型）を、それぞれ時代に応じて使用した。

2. 4 蛍光顕微鏡

リグニンは固有の自家蛍光を発するが、蛍光色素によりセルロースやリグニンを染色することが出来る。筆者は種々の染色剤について検討し、アクリジンオレンジがリグニンの検出に有効であることを示した。この色素は表面性質が異なると、発色が違って来る、いわゆるメタクロマジの性質がある。一定条件下で染色した後、B励起を行うと、未木化のセルロースでは沈んだ緑色、木化すると、明るい黄色から橙色を呈する。ペクチン質や酵素で侵された部分は赤色となる。一定の発色を得るためには、染色条件の統一が望ましい。定性的には有効であるが、定量性・再現性についてはまだ資料が乏しい。

3. 木化の過程

3. 1 形成層

形成層から分裂した木部細胞が成熟していく過程が、UV顕微鏡・蛍光顕微鏡で観察された。カラマツではS1層の形成の始まっている仮道管のコーナ部の細胞間層から木化が起り、そこから細胞間層や壁中へ木化が進行していく。壁中へのリグニン沈着は細胞間層から内こうへ求心的に、2次壁形成に幾分遅れて進む。リグニンが壁中で次第に均一になっていく過程は、写真上あるいは濃度分析により明らかにされた。壁孔縁の木化はコーナ部の木化開始と同じぐらい早くに始まる。しかし壁孔壁の木化はかなり後である。広葉樹では形成層帯の中で、道管の拡大・木化が真っ先に見られる。このように木化現象は、細胞の接着・剛構造化・疎水性と、細胞の機能の付与と共に、表れてくることが、明らかに示された。

3. 2 心材化

心材化と密接な関係を持つ細胞は、放射柔細胞である。繊維細胞は木化が終わると、例外なく細胞死を迎えるが、放射柔細胞の死は、心材化と同時である。しかし放射柔細胞の木化は、樹種により異なる。細胞壁は1次壁のみから成る場合と、2次壁を形成するものがあるが、辺材外側で繊維細胞に若干遅れて木化するものと、心材化の時に、木化するものがある。マツ属の場合、ハードパイン(Diploxylon)は後者に属するが、ソフトパイン(Haploxylon)は前者である。これは例えばアカマツでは、辺材の放射柔細胞は未木化で非常に柔らかい。そのためマツノザイセンチュウの生育に適し、この病害に弱いことを組織学的に示している。放射柔細胞の成熟経過を、特に木化という点から調べてみると、北海道のマツ属では、形成層活動の衰える7月から10月にかけて進むことが明らかにされた。このことは、心材化がその時期に起こることを示している。

3. 3 あて材

圧縮あて材はリグニン含量が多く、引張りあて材は少ない。組織構造的にも正常材とはおおきな違いがあり、また針葉樹の圧縮あて材と、広葉樹の引張りあて材とは、成分的にあまりにも対照的で興味深い。典型的な圧縮あて材の仮道管は、細胞径が小さく、厚壁で丸く、細胞間隙が大きい。S3層を欠き、S2層内部にらせんみぞを持つ。リグニンは細胞壁を通して濃度が高いのではなく、S2層の外側で異常に高い。この部分をS2(L)層と呼ぶ。UV顕微鏡、走査電子顕微鏡その他で検査し、あて材仮道管の発達程度の段階化について考察を行った。2次壁におけるリグニン分布のパターンは、リグニンの含量、細胞壁の構造、S1層とS2(L)層との境界における輪郭の差異などによって、段階的に特徴あるパターンを示した。一方引張りあて材はゼラチン層(G層)の存在で特徴づけられる。G層はリグニンを全く含まないとされており、UV顕微鏡でも吸収を示さなくなるが、微少のリグニンの存在にはなお検討が必要である。

3. 4 厚壁細胞

内皮を構成する師部の師細胞や柔細胞は、分裂後直ちに分化・成熟の過程をたどるが、壁肥厚・木化は伴わない。これに対し、師部繊維は壁肥厚・木化を行うが、その中で特異的なものに、厚壁細胞がある。カラマツの樹皮中のとげがその1例である。この細胞は分裂後未分化のまま越年し、翌年から分化・成熟過程をたどる。細胞の拡大が徐々に行われ、内こうが殆ど見えなくなるまで肥厚するが、同心円状にラメラが沈着していくこと、またこの過程で順次木化していくのが、UV顕微鏡下できれいに観察される。成熟過程が非常にゆっくりしているので、研究材料として適していよう。

4. 脱リグニン過程

4. 1 パルプ

紙・パルプ製造の多くは脱リグニン過程を伴う。薬品により脱リグニンされる過程は、細胞間層と2次壁によって異なる。少量の薬品で、短時間に効率よく脱リグニンするのが理想的であり、そのため組織別の差異まで検討することが必要になるが、そのためにはUV顕微鏡による観察が有効である。連続蒸解装置による段階的な、脱リグニン過程を肉眼で直接モニターリングできるまでにするためには、なお研究が必要であろう。CTMP製造について組織学的な脱リグニン過程が、細胞壁内で研究された。

4. 2 腐朽

白色腐朽、褐色腐朽、軟腐朽及び土壤腐朽に関して、細胞壁劣化過程の観察については、UV顕微鏡、蛍光顕微鏡の併用が理想的である。特にアクリジンオレンジによるメタクロマジックな染色は、腐朽菌酵素の浸潤の早さ、領域が明確に示され得る。一般に白色腐朽は、分解酵素の影響範囲が限定され局部的であるのに対し、褐色腐朽の分解酵素は、細胞壁全体に急速に広がる。したがって前者は細胞壁の分解が部分的に、細胞の内こう側から起こり、徐々に薄化・穿孔の過程をたどっていく。後者は多糖類が細胞壁全体から分解し、細胞壁が収縮して、みかけのリグニン濃度が大きく上昇していることが伺える。軟腐朽及び土壤腐朽は、細胞壁に空洞を形成し、マイクロフィブリルの方向に沿って、分解されていく。土壤腐朽に関しては、細胞内こう側から徐じょに広がっていく過程も見受けられる。腐朽菌分解酵素の分子量と、細胞壁の微細空隙の関係から細胞壁成分の分解が異なってくるが、その過程が明瞭に示された。

4. 3 薬品処理

亜塩素酸による脱リグニン過程を組織化学的に調べた。その結果から、アクリジンオレンジによる発色と壁成分との関連がまとめられた。すなわち α -セルロースは暗い緑色、これにヘミセルロースが加わり、ホロセルロースとなると、黄緑色のやや明るい発色となり、さらに酸化されたリグニンが加わると、赤色となる。このことから腐朽材細胞壁の赤色帯は、リグニンが菌の酵素作用によって酸化されることによって生ずることを明らかにした。多糖類の発色は、アクリジンオレンジに対する、壁のアクセシビリティに主に関与してくる。

5. リグニンの定性と定量

5. 1 UVスペクトル

UV光吸収分析でGリグニンは280nmに最大吸収を持ち、Sリグニンは270nmに最大吸収を持つ。そのためUVスペクトルで、280nmあるいは270nmのどちらに、ピークがあるかによって、また280nmと270nmの吸光度の比をみることによって、GリッチかSリッチかみることが出来る。しかしG核の吸収係数が、S核の吸収係数に比べて非常に大きいことから、Gリッチの場合、G核の吸収がS核の吸収をマスクしてしまうことがあるので注意が必要である。

針葉樹の場合、280nmにおける吸光度はランバート・ベールの法則により、切片厚が一定である限り、リグニンの濃度に比例する。顕微鏡下で微少面積を走査して、その透過率を積分し、化学分析から求めたクラソンリグニン量と対比することにより、細胞壁微少部分のリグニンを定量することが出来る。このようにして求めたアカエゾマツ仮道管のリグニン濃度は、成熟材細胞壁の早材26.4%（2次壁24.5%、細胞間層47.3%）、晩材24.6%（2次壁22.1%、細胞間層46.3%）である。またトドマツ圧縮あて材におけるリグニン濃度は、2次壁26%、S2(L)層42%、1次壁29%、細胞間層はML(tr)49%、ML(cc)65%であり、典型的な圧縮あて材の細胞壁全体のリグニン量は46%と計算された。

5. 2 モイレ反応スペクトルの数値表現

上述のようにモイレ反応はSリグニンの検出に有効である。Sリグニンのスペクトルは520nm付近に吸収極大のピークが出現する。一方Gリグニンのそれは滑らかな斜線であり、ピークは示さない。広葉樹GSリグニンの、G核とS核の量比を表わす簡単な目安として、スペクトルの数値表現を行った。520nmにおける吸収度が大きいことは、Sリグニン量が多いことを示しているので、この吸光度 A_{max} と、420nm付近の極小値における吸光度 A_{min} との比、あるいはG核がS核より多く含まれ、ピークが示されない時は、吸光度 A_{520} と、吸光度 A_{420} との比を、各樹種・各構成要素で求めてみた。この数値が1よりも小である場合はGがリッチ、1よりも大である場合は、Sがリッチであると見て、またその数値の大小により、両者の量比を目安付けようとした。

6. リグニンの多様性

広葉樹におけるリグニンの多様性を明かにするために、中国雲南省から生育地を異にする101樹種と、カエデ属27樹種を対象にして実験した。

6. 1 モイレ反応スペクトルの数値による分類

早材と晩材部にわけて、それぞれ道管と木繊維2次壁について、モイレ反応スペクトル数値を解析し、1より小(<1)、1より大(>1)の数値に分け、樹種による出現表を作成すると、次のとおりAからEまでの5つのグループに分類することが可能である。

- A 早材・晩材道管、早材・晩材繊維の全てが <1
- B 早材・晩材道管、早材繊維が <1 、晩材繊維は >1
- C 早材・晩材道管が <1 、早材・晩材繊維が >1
- D 早材道管が <1 、晩材道管、早材・晩材繊維が >1
- E 早材・晩材道管、早材・晩材繊維の全てが >1

実験の結果、これらの全ての型が現れたので、この分類に従って考察を進めた。

6. 2 構成要素・道管とリグニン

全ての構成要素は、殆どG核から成るGリッチのものから、Sリッチのものまで存在する。ただしバラバラに出現するものではなく、樹種により上記の分類の何れかに固定される。これを道管配列と結び付けて考察すると、無孔材の繊維は全てA型である。すなわち組織構成とも針葉樹に類似している。散孔材は全ての型に出現する。ただし、B・D型には出現が少ない。環孔材はD型のみに見れる。半環孔材はAからD型の全てに出現し、E型には出現しない。放射孔材はE型にのみ出現した。全樹種を通してC型の出現が一番多い。このことは、広葉樹のリグニンの出現の標準は、道管はGリグニン、木繊維はSリッチであることを示している。またB・D型は、全広葉樹をとおして出現が少ないことから、AからC、CからE型への移行型とも考えることが出来る。

6. 3 生育地とリグニン

中国雲南省の101樹種は熱帯・亜熱帯・温帯・寒温帯の4つの生育地から採取した。AからD型までの分類の中で、A型は殆どが熱帯材である。B型は亜熱帯、CからE型は熱帯から寒温帯の全てを含んでいる。このことから少なくとも全構成要素でGリッチの広葉樹材は、熱帯材に多いと言うことが出来る。

6. 4 細胞形態形成とリグニン

6.4.1 細胞壁形成速度とリグニン

環孔材において早材の大径道管はGリッチ、晩材の小さな道管はSリッチであった。形成層の木化で述べたように、大道管の拡大・木化が真っ先に行われる。これは前年未成熟であった形成層帯の細胞が道管として分化するもので、春先の水分通導に役立たせる為である。晩材の小道管は壁も厚く、役割としてはかなり異なっているとされるし、また分化・成熟の速度も一般の細胞と同じである。後述の細胞の寸法、壁厚から考えても細胞壁形成速度が早いほど、リグニンはGリッチになると考えられる。

6.4.2 道管・木繊維の大きさとリグニン

散孔材・環孔材など全てを含めて、早材の道管径を4段階に分けて、モイレ反応スペクトル吸光度 A_{520} と、吸光度 A_{420} との比を、早材と晩材の道管について整理してみた。数値の上ではいずれも1より小となって、Gリグニンリッチを示す。しかしその数値は、道管径が大きいほど小さく、また早材の方が晩材より小さい。モイレ反応スペクトルの形からみて、明かに道管が小さいほど、また晩材の方が早材より、Sリグニンの比率が上がっていることを示した。さらに数値のうえから、早・晩材

ともGリッチのものをGG型、早材はSリッチ、晩材はGリッチのものをGS型、早・晩材ともSリッチのものをSS型とすると、GG型・GS型は早材道管の大きいほど出現が多く、SS型は早材道管の小さいものほど多く現れている。

さらに木繊維の大きさを6段階に分けて、同様に吸光度の比を整理した。これも繊維径が大きくなるほど、数値が減少して、明かにGSの比率が細胞の大きさに左右されていることを示している。

6.4.3 細胞壁厚とリグニン

前述したように道管の吸光度比の平均値は、一般に1よりも小であるが、壁厚が5 μm 以上の道管を持つ8樹種を選んでみると、いずれも1よりも大きく、Sリグニンの比率が上昇している。このような厚い細胞壁をもつ道管は、非常に特殊であり、いずれもSS型である。

木繊維についても、内こうが殆ど見られない厚いもので、熱帯材を除いた11樹種で吸光度比を見ると、その平均値は1.66であった。最高は1.92であり、このように厚い2次壁は非常にSリッチであることを示した。

6.5 樹木の進化とリグニン

上述したように双子葉植物のGSリグニンのGとSの量比は植物により多様である。この比率は系統発生的に植物の進化と、密接な関連があるようである。たとえば比較的進化の進んでいる環孔材では、早材、晩材で際だった差異を示し、器官の機能の分化との関係を表わしている。散孔材は進化の遅れているものから、非常に進んでいるものを含んでいる。熱帯産材で薄壁の木繊維は非常にGリッチで、針葉樹の仮道管に類似している。これは原始型とみることが出来、寒温帯になると、このような樹種は見あたらない。カキノキのように層階状配列を持ち、繊維が短く、壁が厚く、非常に進化しているものは非常にSリッチである。

散孔材のカエデ属27種について調べ、形態的にみた分類系と、種子蛋白成分からみた分類系とから考察してみた。結果をみると、そのうち16種が道管・木繊維ともSリッチであり、広葉樹の中でも比較的進化の進んでいる樹種のようなものである。しかしその中で形態分類系でも、また化学分類系でも、原始的なものとして挙げられているネグンドカエデ、チドリノキが、リグニン分布においても、非常にGリッチで特殊であることが示された。この両者は化学分類では独立した亜属として分けられており、リグニン分類からも同様なことが示唆されたことは興味深い。ただ進化の道筋は非常に入り組んでいるので、さらに詳細な研究が必要であろう。

7. 木材組織画像解析システムの構築

緒言で述べたように北海道大学農学研究科最先端設備費で生物組織画像解析システムの構築をする機会を得た。その大要を述べることによって、木材組織構造研究の新しい展開について示すことが出来る。

7.1 マクロからミクロまでの画像解析

カールツァイス社高速ハイグレード画像処理装置IBASを中心にしてカメラスタンド、実体顕微鏡、光学顕微鏡からの画像データーをデジタルフォトカメラ、カラーCCD・白黒CCDカメラによって入力する。画像解析装置本体のコンピュータは、各種のソフトウェアを備えたものであり、画像データーの出力はカラーフィルムレコーダ、光磁気ディスクドライブ、レーザープリンター、ビデオカセットレコーダに記録される。光学顕微鏡カメラシステムは、カールツァイス社万能写真顕微鏡アキシオフォトを採用した。蛍光、位相差、微分干渉仕様であり、フォトメトリックス社の冷却CCDカメラシステムによってIBASにつないだ。マクロカラー画像計測は高精細であり、観察用・画像用モニターを備えた、画像処理用コンピュータでIBASとは別に処理し、カラープリンタにより出力出来る。またいかに述べるあらゆる光学機器からの画像の入力は、光磁気ディスクドライブによってなされるし、写真画像はフィルムスキャナーからも入力できる。

7.2 顕微分光機器

紫外線から赤外線までをカバーするため、二つの顕微分光光度計を備えた。

A) カールツァイス社顕微分光光度形システムMPM800

スキャンングステージを備えた顕微鏡本体に光度計・写真装置・UVテレビカメラ(200-750nm)をつけている。モノクロメータ(230-1000nm 最少0.2nm)を、光源側と受光器側につけ、すべての操作はコンピュータによってなされる。ソフトウェアは点測光・経時変化測定用のPhoton、エリア及びラインスキャンによる光度測定用のApamos、スペクトル測定用のLambdascanを持ち、データが解析さ

れる。

B) バイオラッド社顕微FTIRシステムFTS50

FTIR本体(セラミック赤外光源、ベアリング方式マイケルソン干渉計、DTGS検出器、 $5000\text{--}200\text{cm}^{-1}$ 、精度 0.01cm^{-1} 、分解能 0.1cm^{-1})と、赤外顕微鏡(透過・反射測光、36X15Xカセグレインレンズ、MCT検出器 $5000\text{--}450\text{cm}^{-1}$ 、XY自動ステージ)から成る。別にGC/FT-IR測定装置(MCT検出器 $5000\text{--}450\text{cm}^{-1}$ 、ガスクロマトグラフ)を付属させた。すなわちガスクロマトグラムとIRスペクトルを同時にモニターすることが出来、ライブラリーから未知物質の構造解析、また直ちにその物質の顕微FTIRマッピングが可能である。

7. 3 電顕レベルの画像解析

クライオシステムを装備した、高分解能の走査電子顕微鏡JSM6301F(高分解能 15kv: 1.5nm, 1kv: 5.0nm)と、低真空用の走査電子顕微鏡JSM5310LV(分解能: 低真空モード 5.5nm、高真空モード4.5nm)を考えた。両者とも画像は光磁気ディスクに出力され、IBAS及びマクロカラー画像処理用コンピュータに送り処理する。

7. 4 蛍光像の共焦点検鏡

免疫蛍光法による生体細胞、組織の機能解明のためにカールツァイス社レーザースキャン顕微鏡LSM410UVを設置した。3種の光源(HeNe543, Ar365, Ar488/515)とスキャナー、ディテクター3種を備えた共焦点レーザー走査システム蛍光顕微鏡(万能倒立型アキオバード135蛍光・微分干渉・位相差)である。Z軸モーター駆動により3次元立体構築が可能である。また3つの光源による多重蛍光染色、また可視域とUV域の励起の違いによる2重蛍光染色も可能である。記録装置(光磁気ディスク)により画像は、ネットワークと接続され伝達される。蛍光強度の経時変化など豊富なソフトウェアが準備されている。

7. 5 試料の準備

凍結切片作成装置(凍結超薄切片作成装置FCSを備えたライカウルトラミクロトーム、ライカ凍結ミクロトーム、真空デバイス社試料急速凍結装置)の他に細胞処理用の非接触型マイクロマニピュレータを備えた。これは倒立顕微鏡アキオバート135(明視野・位相差・蛍光)に、セルロボテック社レーザーツィザース2000(XYステージ、コントローラ、CCDカメラ、トラックボール、Zドライブ、モニタ、半導体レーザ、レーザーツィザース、セルセレクト)をつけたもので、染色体、細胞内小器官といった微細対象に対し、損傷を与えずに微細操作を行うことが出来、微細操作の様子がモニター上で確認できる。

8. おわりに

樹木の構造をマクロからミクロまで、またミクロからマクロまで見ることで、さらに構成成分の分布を可視化することにより、それぞれの構成要素の役割と生い立ちを探ることが出来る。過去の組織化学は、単に染色の世界であったが、一般分析化学と同様に、顕微鏡の中で数値化できるようになってきた。現在の生物学の進歩のなかで、コンピューターの進歩と共に、分析と数値化が出来る新しい顕微鏡が開発されてきた。木材細胞壁形成についての研究の新しい展開が望めると思う。

リグニンは細胞壁の形成からみると、セルロース・ミクロフィブリル骨格の出来た後に、母材(マトリックス)として堆積されるもので、同じく母材としてみられる無定形のヘミセルロースとの結び付き、また堆積される条件により、その化学構造は複雑となる。多くの化学者によって構造的には調べられてきたが、解剖学者による組織化学的な研究は少ない。その多様性についてはパルプ製造過程からの関連だけでなく、木材製品の物性面からももっと追及されなければいけない。リグニンだけでなく、セルロース・ヘミセルロースの主要成分、さらにマイナーな成分を加えた細胞壁の構築と細胞の働きの関連の追及は、生物学的に非常に重要であり、分析装置は大きな役割を示す。本報告で述べた研究結果はまだ長い道程の中での、途中の一里塚であり、道遠しの感がする。顕微鏡視野における分析機器もまだまだ発達してくるであろう。リグニン研究においてUV顕微鏡の位置は確立されてきた感もあるが、FTIR、レーザー顕微鏡、さらに原子間力顕微鏡を加えて、組織構造の今後の研究は、ますます期待される分野であると考えている。

樹木の系統分類と材の識別

元森林総合研究所 緒方 健

本日は「樹木の系統分類と材の識別」という大きなテーマを与えられまして、どのようにお話しすべきか内心大いに困惑しております。それはともかく、私は森林総合研究所（旧林業試験場）に入りまして以来、20 数年間木材識別、とくに南洋材の識別⁵⁾に係わってきましたので、それを通じて経験的に学んだことや、いくつかの事例についてお話したいと存じます。

1. 標本

分類学と木材解剖学（とりわけ樹種の違いを問題にする木材解剖学）にとって、標本は必要不可欠なものです。まず押し葉標本（さく葉）についてですが、世界の大学、博物館などにある主要な植物標本館（herbarium）とその標本数を Table 1 にあげました⁴⁾。第1位はフランスの国立自然史博物館で約 900 万点あり、次に有名な英国の Kew にある王立植物園が約 600 万点などとなっております。日本では、ようやく37 位に東京大学の約 150 万点、44~45 位に国立科学博物館及び京都大学のそれぞれ約 115 万点がきます。分類学は標本に依拠するところがきわめて大きい学問ですから、押し葉標本が多いほど誇れるわけですし、また実際に研究が進むわけです。

次に木材標本はどうかというと（Table 2）⁷⁾、アメリカ Madison の林産研究所が約 10 万点で第1位、次にベルギーの Tervuren にある王立中央アフリカ博物館が47,000 点、インドネシア Bogor の林産試験場が約 42,000 点などとなっております、日本では 19 位の東京大学の 16,000 点、24 位の森林総合研究所の約13,000 点、31 位の京都大学の約1万点が多いところですが、日本では、この中で今なお積極的に収集を行っているのは森林総合研究所で、現在では約 15,000 点に達しています。

標本の質も重要です。産地や採集部位（幹、枝、根など）がはっきりしているばかりでなく、証拠標本（voucher specimens）である、同一木から同時に採集された押し葉標本が付随していることが原則となっています。逆にいえば、正しい種名やその出所もはっきりしない木材標本、例えば市場材から集めたものなどは標本としての価値が低いというわけです。

世界の押し葉標本のコレクションと木材標本のコレクションの数をくらべますと、ひじょうに大きな差があることがわかります。それぞれの1位をみましても、フランスの国立自然史博物館の押し葉標本の数とアメリカの林産研究所の木材標本の数とではおよそ 100 倍の差があります。これはひとつには木材標本の収集の困難なこと、もうひとつには研究者の少ないことに理由があると思います。押し葉標本の方はアマチュアの採集家や研究者がたくさんいますが、木材標本の方は趣味で集めている若干のアマチュア収集家はあるにしても、アマチュアの研究者はほとんどいないといっているでしょう。標本が集めにくいということのほかに、木材組織の研究には特別の知識、技術や機器が必要なことがアマチュアの進出を阻んでいるからですが、それにしてもプロの研究者もひじょうに少ないのは残念なことです。

2. 木材組織は外部形態にくらべ変化が少ない

これは木材組織からどの程度まで樹種識別が可能かということにも関係してきます。木材組織のような内部形態は葉、花、果実といった外部形態にくらべて一般に変化しにくい性質をもっています。英語でいえば、木材は“conservative part of plant”ということです。生物の種の分類は外部形態によって行われるのであって、木材組織のような内部形態から分類（識別）できるのは属または節（属と種の間の分類単位）のレベルまでであることがふつうです。人を例にとるのは必ずしもふさわしくないのですが、わかりやすいからそれで説明しますと、人の顔、すなわち外部形態には個人々々の特徴が最もよく現れますが、1 片の骨、あるいは1 個の内臓から個人を判別することはひじょうにむずかしいというわけで、同様のことが植物の種の識別でもいえます。そういうことから、種レベルさらには変種レベルの木材組織の違いを扱っている論文を目にすることがありますが、その本質の違いが明確でない場合が多く、どうかすると単に個体変異をそれととり違えてしまうことになりかねませ

ん。

一方、木材組織が変化しにくい (conservative) ということは、科、属または節のレベルの特徴をよく保存 (conserve) していることを意味します。そのため、これらの単位の分類では、外部形態からは判断しにくい場合でも木材組織から見ると明かなことがあり、後にいくつかの例をあげるように、これまでも木材解剖学の立場から分類学に対して多くの提言がなされてきました。

3. 木材識別は分類学及び木材解剖学を基礎としている

木材の識別は初歩的には対象とする木材の外観的、顕微鏡的特徴を基準標本 (材鑑) と比較して、“似ている、似ていない” というところから始まります。しかし木材の種類は多く、ひとつひとつをただ単にくらべていたのでは当然限界があります。木材は植物体の一部であり、これまでも述べたように、その組織は植物分類の系 (system) を反映しているのですから、その系に沿った見方をしていくのが効率的といえます。その時に必要なのが分類学と木材解剖学の知識です。また、形態は変異します。先にもふれたように、それが個体内の変異であるか、種内の変異であるか、あるいは属 (または節) 内の変異であるかを見定めなければなりません。例えば道管の大きさや分布はある程度種に固有のものであると同時にまたかなり個体によって変異します。結晶など内容物の有無は個体によって変異することもあれば、属や節を決定する要素となることもあります。道管の壁孔の大きさや形は科のレベルの特徴を現している場合が多いといえますが、全く別の科でも同様の壁孔をもつことがよくありますから、それだけで決定するわけにはいきません。したがって多くの場合、ひとつの特徴だけでなく、いくつかの性質を総合して判断することになりますが、それぞれの性質の重みは対象によって異なります。いわばデジタルではなく、きわめてファジーの世界であるといえるかもしれません。コンピューターによる識別の研究が進められていますが、この点を考慮する必要があるでしょう。

4. いくつかの事例

(1) フタバガキ科

まず Fig. 1 をご覧ください¹⁾。これはフタバガキ科の分布を示したものです。この科はアジア型の Dipterocarpoideae、アフリカ型の Monotoideae、それと比較的新しく発見されたアメリカ型の Pakaraimoideae の 3 つの亜科に分けられています。これらの木材組織の主な特徴を表にしたのが Table 3 です⁵⁾。アジア型の Dipterocarpoideae については 1930 年代にマレー半島のフタバガキ科の分類を研究した Symington⁸⁾ 及びその木材組織を調べた Desch²⁾ の業績が光っており、外部形態と内部形態による属及び節の分類がよく一致する例です。その後の Ashton¹⁾ のモノグラフや Gottwald & Parameswaran³⁾ の木材解剖もほぼ上記二者の研究を基礎にしています。この亜科の重要な特徴は、道管がすべて単独かまたは一部複合か、垂直樹脂道が散在状か同心円状か、繊維の壁孔が顕著 (繊維状仮道管) か不顕著 (真性木繊維) か、また放射組織のシリカの有無などです。このほかにも水平樹脂道や結晶の有無も識別拠点となり、これらを基に属や節の識別が可能になります。

一方アフリカ型の Monotoideae とはいいますが、道管がすべて単独なのは一部の Dipterocarpoideae でもみられることなのでいいとして、Dipterocarpoideae には必ずある垂直樹脂道が Monotoideae にはないことが大きな問題です。そして放射組織はすべて単列である点も異なっています。これはアメリカ型の Pakaraimoideae も同様で、こちらは放射組織が 1~2 列という点のほかは Monotoideae によく似ており、やはり垂直樹脂道がありません。垂直樹脂道は、広葉樹材ではフタバガキ科以外にはマメ科の一部の属などだけに見られるかなり特異な組織であり、それだけにこれの有無は大きな意味があると考えられます。いうまでもなく針葉樹のマツ科の材では、属によって垂直樹脂道の有無が分かれます。しかしフタバガキ科のようにアジア型のものはすべて樹脂道があり、アフリカ、アメリカ型のものは全くないというのとは意味が違うと思うのです。また Dipterocarpoideae が一般に降雨林に生育する大高木であるのに対し、Monotoideae 及び Pakaraimoideae は乾燥地域の小高木であるという生態的な点でも異なっています (Table 4)。そもそもこのアフリカ及び南米のフタバガキ科は外部形態的にもほんとうにフタバガキ科であるかどうか問題にされており、むしろシナノキ科に近いという説も出されてきました。フタバガキ科分類の権威 Ashton 氏はフタバガキ科にまちがいないといいますが¹⁾、木材組織から見て疑問がもたれます。

(2) マメ科

マメ科は 600 属からなる草本と木本を含む大きな科ですが、木本でもティンバーサイズに達する樹

種はそう多くはありません。マメ科全体に共通する特徴として、①道管相互壁孔の径は $4-9\ \mu\text{m}$ 、多くは $5-8\ \mu\text{m}$ で、あまり大きくない、②道管放射組織間壁孔は道管壁孔に似る、③これら壁孔は一部の属を除いてベスチャード壁孔、④放射組織は一部の属または種を除き、高さ、幅ともあまり大きくなく、幅は多くは (1)2~3(4) 列である、⑤くさり状をなす多室結晶細胞をもつことが多い、⑥シリカをもつ樹種は少ない、などの科全体に共通した特徴がみられます。また軸方向柔組織が一般によく発達しますが、そのタイプ分けをしてみたのが Fig. 2 です⁵⁾。多質結晶細胞 (図の黒点) が散在するものと、軸方向柔組織の縁に沿って分布するものとがあります。

Table 5 に、東南アジアの主要マメ科樹木について属毎の特徴をまとめました。結晶の分布の欄で、C-D は多室結晶細胞が散在状に分布すること、C-P* は多室結晶細胞が軸方向柔組織の縁に沿って存在することを意味しています。それでみていくと、結晶の分布で C-D というタイプはネムノキ亜科 Mimosoideae に多く、C-P* タイプはマメ亜科 Papilionoideae に多いことがわかります。もうひとつマメ科でしばしば見られる特徴は構成要素とくに放射組織の層階状配列ですが、これはマメ亜科に最もよく見られます。このようないくつかの性質の組合せによって属の識別をすることができます。

(3) *Syzygium* 属と *Eugenia* 属 (フトモモ科)

Eugenia-Syzygium グループは 1,000 種以上からなり、種の数が多いだけに外部形態の変化も大きく、属の分類がむずかしいと考えられてきました。そのため、とくに林業関係ではこの両属を区別せず、*Eugenia* として扱っている場合が多くみられます。しかし木材解剖からみると、Table 6 に示すように、*Eugenia* と *Syzygium* は明確に区別することができ、これは樹皮解剖、花粉分析、花解剖からも支持されています。地理的にも *Eugenia* のほとんどは新世界に、*Syzygium* はすべて旧世界に分布していることがわかってきました。*Eugenia* の一部、すなわち旧世界にある *Eugenia* を別属 *Jossinia* とする説もあり、その線に沿った分類の見直しが考えられます。

(4) *Lophopetalum* 属、*Kokoona* 属及び *Bhesa* 属 (ニシキギ科)

Lophopetalum と *Kokoona* はしばしば混同されることがあり、また材の組織もよく似ています。しかし、*Lophopetalum* は複合する道管が多く、材が軽軟であるのに対し、*Kokoona* は道管がすべて孤立し、材が重硬です。また、*Bhesa* は材が重硬で、木材取引の上で *Kokoona* と一緒に扱われることがありますが、木材組織からみると明らかに異なっています (Table 7)。

(5) *Mesua* 属と *Kayea* 属 (オトギリソウ科)

この両属は最近の学説では同属とされ、*Kayea* としてまとめられることが多くなっています。しかし木材解剖からすると、Table 8 に示すように道管の配列、周囲仮道管の有無、繊維及び放射組織の形態が異なっており、別属とする方がいいと考えられます。木材組織からすると *Mesua* は *Calophyllum* とひじょうに似ており、材が重硬か軽軟かだけが異なっています。

(6) *Abelia* (ツクバネウツギ属) と *Zabelia* (イワツクバネウツギ属) (スイカズラ科)

日本ではこの両属を別属として区別する見方が確立していますが、*Zabelia* の分布の中心であるヒマラヤ~中国~朝鮮では一般に *Zabelia* を認めず、葉や花の外観的類似性に惑わされて、*Abelia* として扱っているのがふつうです。しかし木材解剖⁶⁾ からすると、この両属は明かに違っています (Table 9)。まず *Abelia* は散孔材ですが、*Zabelia* は環孔材の傾向を示します。道管の穿孔は *Abelia* ではすべて多数のバーのある階段穿孔であるのに対し、*Zabelia* ではほとんどが単穿孔で、小数見られる階段穿孔でもバーの数は 1~2 個に限られています。また、*Zabelia* では例外なく幹の軸方向に沿って 6 本の溝が存在し、その部分に集合放射組織の形成が認められます。これらは十分両属を分ける根拠といえ、木材解剖的には、*Zabelia* は *Abelia* よりも *Lonicera* (スイガズラ属) に近い特徴をもっています。花粉分析からもこの両属の違いが明らかにされています。

(7) *Terminalia* 属 (シクンシ科)

次ぎにシクンシ科の *Terminalia* ですが、この属は木材組織から ①放射組織は単列のみで、柱晶 (styloid) がある、②放射組織は 1-2 列から 1-4 列で、集晶 (druse) があるという 2 グループに分けられます (Table 10)。①と②の性質がほとんど入り混じらないのがおもしろいところで、しかも外部形態による節の分類とかなりよく一致します。*Terminalia* は熱帯中心に約 250 種からなる大きな属なので、さらによく調べる必要があると思います。

(8) *Canarium* 属 (カンラン科)

Canarium の場合も ①水平樹脂道があり、シリカがない、②水平樹脂道がなく、シリカがあるの 2 グループにほぼ分けられ、外部形態の節の分類とよく一致します (Table 11)。これもさらに多くの種で調べる必要があります。

5. 木材解剖学は魅力ある学問

先ほど木材解剖に関する研究者が少ないと申しましたが、木材解剖学は地味ではありますが魅力ある学問分野だと私は思っています。木材解剖といってもその領域は広いのですが、私のやってきました範囲でいいますとひとつには分類学への貢献がありますし、その応用として樹種の識別があります。樹種の識別は一般用材などの識別ばかりでなく、出土木材の識別なども含め各方面から要請されています。最後に私が残念に思っておりますのは、世界には木材組織について未記載の樹木がひじょうに多いということです。世界どころか日本産樹木でさえ、主要樹種を除きほとんどの樹木が未記載で残っています。日本では植物図鑑がひじょうに多く出版されているのに対し、日本産樹木を網羅し、かつ記載を伴った木材解剖図鑑は1冊も出されておられません。木材標本も十分集まっていない現状から、簡単なことではありませんが、力を合わせてこれを完成していきたいものと思っています。

引用文献

- 1) Ashton, P.S.: Dipterocarpaceae. Fl. Mal., Ser. I, 9(2), 237-552 (1982)
- 2) Desch, H.E.: Dipterocarp timbers of the Malay Peninsula. Mal. For. Rec., no. 14, pp. 171 (1941)
- 3) Gottwald, H. & N. Parameswaran: Das sekundäre xylem der familie Dipterocarpaceae. Untersuchungen zur Taxonomie und Phylogenie. Bot. Jahrb., 85, 410-508 (1966)
- 4) Int. Ass. Pl. Taxon.: Index herbariorum, Part I : The herbaria of the world, 8th ed. (1990)
- 5) 緒方 健 : 南洋材の識別. 日本木材加工技術協会 (1985)
- 6) Ogata, K.: Wood anatomy of Zabelia (Caprifoliaceae): Evidence for generic recognition. IAWA Bull. n.s., 12(2), 111-121 (1991)
- 7) Stern, W.L.: Index xylariorum. Institutional wood collections of the world, 3. IAWA Bull., 9(3), 203-252 (1988)
- 8) Symington, C.F.: Foresters' manual of dipterocarps. Mal. For. Rec., no. 16, pp. 244 (1943)

TABLE 1 HERBARIA WITH ONE MILLION OR MORE SPECIMENS

腊葉

Herbaria	Year founded	Herbarium abbreviation	Number of specimens
Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France	1635	P, PC	8 877 300
Royal Botanic Gardens, Kew, England, U.K.	1841	K	6 000 000
Komarov Botanical Institute, Leningrad, U.S.S.R.	1823	LE	5 770 000
Swedish Museum of Natural History, Stockholm, Sweden	1739	S	5 600 000
New York Botanical Garden, Bronx, New York, U.S.A.	1891	NY	5 300 000
The Natural History Museum, London, England, U.K.	1753	BM	5 200 000
Conservatoire et Jardin botaniques, Genève, Switzerland	1824	G	5 000 000
Harvard University, Cambridge, Massachusetts, U.S.A.	1864	A, AMES, ECON, FH, GH, NEBC	4 858 000
Smithsonian Institution, Washington, D.C., U.S.A.	1848	US, USNC	4 368 000
Institut de Botanique, Montpellier, France	1845	MPU	4 000 000
Université de Lyon, Villeurbanne, France	1924	LY	3 800 000
Naturhistorisches Museum, Wien, Austria	1807	W	3 750 000
Missouri Botanical Garden, Saint Louis, Missouri, U.S.A.	1859	MO	3 700 000
Universitatis Florentinae, Museo Botanico, Firenze, Italy	1842	FI	3 600 000
Friedrich-Schiller-Universität, Jena, German Democratic Republic	1895	JE	3 000 000
Rijksherbarium, Leiden, Netherlands	1829	L	3 000 000
Botanical Museum, University of Helsinki, Helsinki, Finland	1750	H	2 720 000
Botanischer Garten, Berlin-Dahlem, Federal Republic of Germany	1815	B	2 500 000
Botanical Museum, Uppsala University, Uppsala, Sweden	1785	UPS	2 500 000
Field Museum of Natural History, Chicago, Illinois, U.S.A.	1893	F	2 415 000
Botanical Museum, Lund, Sweden	1770	LD	2 400 000
Botanische Staatssammlung, München, Federal Republic of Germany	1813	M	2 300 000
Botanical Museum, University of Copenhagen, Copenhagen, Denmark	1759	C	2 223 812
Jardin Botanique National de Belgique, Meise, Belgium	1870	BR	2 040 000
National Museum, Praha, Czechoslovakia	1818	PR	2 000 000
Charles University, Praha, Czechoslovakia	1775	PRC	2 000 000
Royal Botanic Garden, Edinburgh, Scotland, U.K.	1839	E	2 000 000
Eidgenössische Technische Hochschule Zürich, Zürich, Switzerland	1859	ZT	2 000 000
Academia Sinica, Beijing, People's Republic of China	1928	PE	1 800 000
University of California, Berkeley, California, U.S.A.	1872	UC, JEPS	1 725 000
Hungarian Natural History Museum, Budapest, Hungary	1870	BP	1 619 649
University of Michigan, Ann Arbor, Michigan, U.S.A.	1837	MICH	1 613 500
Herbarium Bogoriense, Bogor, Indonesia	1817	BO	1 600 000
California Academy of Sciences, San Francisco, California, U.S.A.	1853	CAS, DS	1 600 000
Academy of Natural Sciences, Philadelphia, Pennsylvania, U.S.A.	1812	PH, PENN, ANSP	1 590 000
Universität Zürich, Zürich, Switzerland	1834	Z	1 500 000
Botanical Gardens, University of Tokyo, Tokyo, Japan	1877	TI	1 450 000

Table 2

**W.L. Stern: Index xylariorum. Institutional wood collections
of the world. 3. IAWA Bull. 9(3), p. 203-252 (1988)**

- 1 Madison(For. Prod. Lab.): 2,700 genera/98,635 specimens
- 2 Tervuren(Mus. Roy. l'Afrique C.): 2,700/47,000
- 3 Bogor(For. Prod. Res. & Dev. C.): 785/41,679
- 4 Syracuse(St. Univ. NY): 2,100/41,000
- 5 Highett(CSIRO): 2,225/40,200
- 6 Washington(Smithsonian Inst.): 3,033/40,000
- 7 Utrecht(Inst. Syst. Pl. Rijksuniv. Utrecht): 2,500/35,000
- 8 Amsterdam(Koninklijk Inst. Trop.): 10,000/33,000
- 9 Cambridge(Harvard Univ.): over 31,000
- 10 Nogent-Sur-Marne(CTFT): 2,050/30,250
- 11 Princes Risborough(Princes Risb. Lab.): 2,500/30,000
- 12 Kew(Roy. Bot. Gard.): 3,200/28,000
Kew(Jodrell Lab.): 19,000 slides
- 13 Oxford(Univ. Oxford): 2,100/25,000
- 14 Taipei(Taiwan For. Res. Inst.): 530/20,000
- 15 Hamburg(Bundesforschungs. Forst- und Holzw.): 2,000/19,000
- 16 Merida(Univ. Andes): 908/18,000
- 17 Leningrad(Komarov Bot. Inst.): 1,414/17,400
- 18 Beijing(Inst. Wood. Ind.): 970/17,000
- 19 Leiden(Rijksherbarium): 1,300/16,000
- 19 Tokyo(Univ. Tokyo): 760/16,000
- 21 Dehra Dun(For. Res. Inst. & Col.): 1,500/15,000
- 22 Sao Paulo(Inst. Flor. Sao Paulo): 700/14,000
- 23 Boroko(For. Prod. Res. & Dev. C.): 250/13,000
- 24 Tsukuba(For. & For. Prod. Res. Inst.): 1,258/12,900
- 25 Gainesville(Univ. Florida): 12,700
- 26 Beecroft(For. Com. N.S. Wales): 1,380/12,454
- 27 Richmond(Univ. California): 1,180/12,000
- 28 College Laguna(For. Prod. Res. & Dev. Inst.): 1,003/11,318
- 29 Liverpool(Liverpool Mus.): 400-500/11,000
- 30 Delft(Timber Res. Inst.): 850/10,600
- 31 Kyoto(Kyoto Univ.): 1,000/10,500
- 32 Manaus(Inst. Tec. Amazonia): 800/10,120
- 33 Florence(Univ. Flor.): 6,500/10,000
- 33 Kepong(For. Res. Inst. Mal.): 411/10,000
- 33 Munich(Univ. Munchen): 1,250/10,000
- 33 Raleigh(N. Carolina St. Univ.): 2,000/10,000

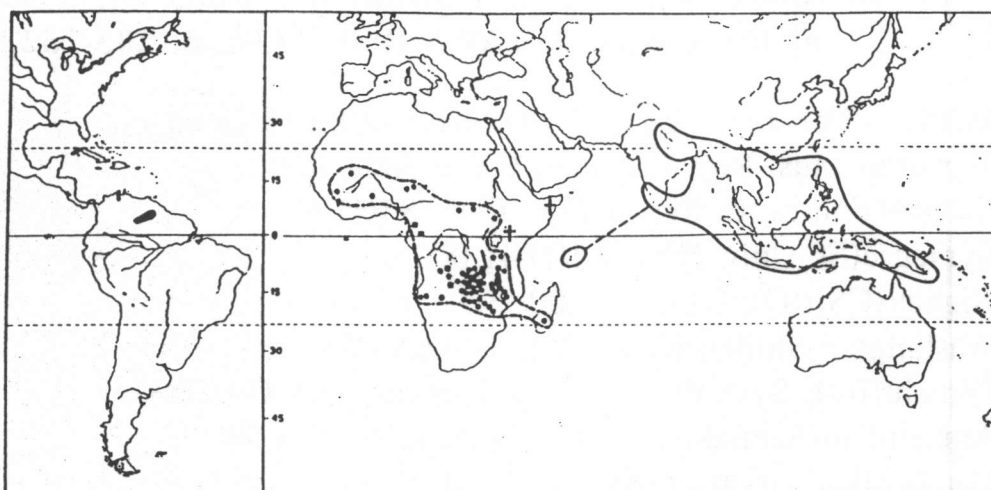
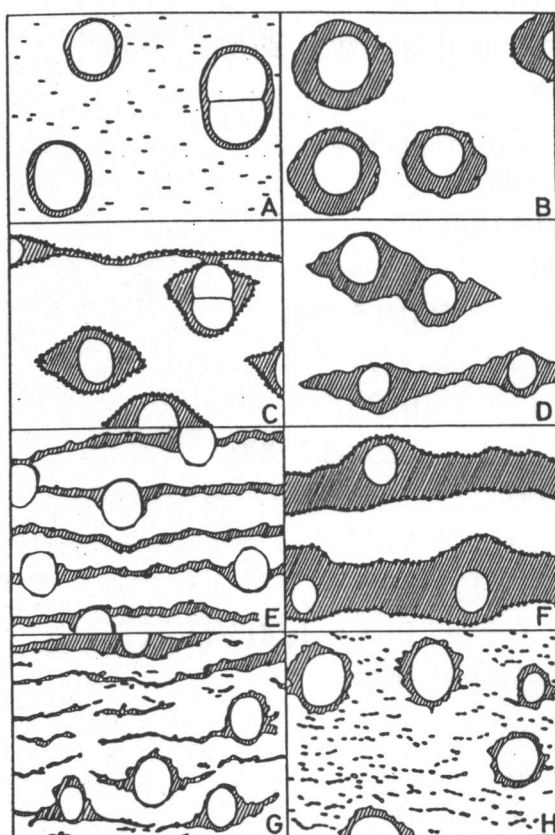


Fig. 1 Range of the *Dipterocarpaceae*: *Dipterocarpoideae* (line and 2 fossil sites in E. Africa), *Monotoideae* (2 genera, Afro-Madagascan, interrupted line, dots *Monotes*, squares *Marquesia*), *Pakaraimoideae* (monotypic genus in northern South America). (P. S. Ashton: *Dipterocarpaceae*, 1982)



A: vasicentric (*Albizia falcataria*) **B:** same, parenchyma sheath broad (*Samanea saman*); **C:** aliform and terminal (*Intsia bijuga*); **D:** confluent (*Koompassia malaccensis*); **E:** in narrow bands (*Dialium platysepalum*); **F:** in broad bands (*Cassia siamea*); **G:** aliform, confluent to in discontinuous bands (*Dalbergia cochinchinensis*); **H:** vasicentric to aliform and diffuse or reticulate (*Dalbergia retusa*)

Fig. 2 Distribution type of axial parenchyma in Southeast Asian Leguminosae (Black dots showing crystalliferous chambered parenchyma)

Table 3 Anatomical characteristics of the wood of Dipterocarpaceae

		Pores exclusively solitary	Fibres with dis- tinct pits	Width of rays (cells wide)	Crystals		Silica in rays	Resin canals		
					In rays	* In parenchyma		** Vertical	Horizontal	
Pakaraimoideae	Dipterocarpoideae	Anisoptera	+	+	5-9	—	—	+	D, C	—
		Upuna	+	+	5 (6)	—	—	—	D	—
		Dipterocarpus	+	+	5-7	—	—	+	D	—
		Dryobalanops	+	+	4-6	(+)	—	+	C	—
		Vateriopsis	+	+	4	—	—	+	D	—
		Cotylelobium	+	+	4-6	(+)	—	+	D	—
		Vatica	±	±	5-8	±	—	—	D	—
		Stemonoporus	±	±		+	+	—	D	—
		Vateria	—	—	5-8	±	± S	—	D	—
		Neobalanocarpus	—	—	3-4	±	—	—	C	—
		Hopea	—	—	3-7	±	± SC	—	C	—
		Shorea	Anthoshorea	—	—	4-6	—	—	+	C
	Richetioides		—	—	5-6	±	± S	—	C	+
	Rubroshorea		—	—	3-6	(+)	± S	—	C	(+)
	Shorea		—	—	4-5	(+)	± C	—	C	—
	Pentacme		—	—	4-6	±	± S	—	C	—
	Doona		—	—	3-5	±	± C	—	C	—
	Parashorea	—	—	4-8	±	± C	—	C	(+)	
	Monotoideae	Marquesia	+	+	1	—	—	+	—	—
		Monotes	+	+	1	—	—	+	—	—
	Pakaraimaea		+	+	2	—	+ C	—	—	—

*S: solitary; C: in chain **D: diffuse; C: concentric

Table 4 Characteristics of 3 subfamilies of Dipterocarpaceae

	Axial resin canals	Maximum ray width	Tree size	Distribution
Dipterocarpoideae (フナノカキ亜科)	Always pre- sent	3-9	Usu. very large	India to NG, in rain forest
Monotoideae (モノテス亜科)	None	1	Small	Trop. Africa, in dry region
Pakaraimoideae (ハノカライマニア亜科)	None	2	Small	Northern part of S. America, in dry region

Table 5 Characteristics of the wood of Southeast Asian Leguminosae

		Diam. of V-pits (μ m)	Septate fibres	Parenchyma type	Rays		Crystals		Sp. gr. ad. (100 x)
					Width (cells wide)	Stored	Distribution pattern	In rays	
Mimosoideae	Adenanthera	7-8	—	B-C	2	—	C-D	—	80-107
	Albizia (A)	5-6	—	A	1-2	—	C-D	—	23-49
	Albizia (B)	6-7	$\pm$	B-C	2-5	—	C-D	—	52-88
	Leucaena	-6-	$\pm$	C, T	3	—	C-D	—	69-86
	Paranterolobium	-5-	+	C-D	3	—	C-P*	—	74
	Parkia	7-8	—	C, T	2-5	—	C-D, P	—	23-61
	Pithecellobium	4-7	$\pm$	A-C-D, T	1-3	—	C-D	—	31-88
	Samanea	7-8	—	B	2-3	—	C-P*	—	50-65
	Serianthes	-4-	—	B	2	—	C-D	—	66
	Walaceodendron	4-5	—	B	2	—	C-D	—	62-70
	Xylia	5-6	$\pm$	C-D	2-3	—	C-D	—	75-113
Caesalpinoideae	Acrocarpus	7-9	+	B	5	—	S-P	+	52-70
	Afzelia	5-7	—	C-D, T	3	—	C-P*	—	69-95
	Bauhinia	6-7	$\pm$	E-F	1-2	$\pm$	S-P, C-D	—	54-80
	Cassia	-7-	—	(D-) F	3-4	(+)	C-P*	—	82-102
	Cynometra	3-4	—	E	2-3	(+)	S-P	+	72-116
	Dialium	7-8	—	E	2-3	+	C-P*	—	76-110
	Intsia	5-6	—	C, T	2-3	(+)	C-P*	—	52-105
	Kalapia	5-7	—	C (-D)	3	+	C-P*	—	54-66
	Kingiodendron	-4-	—	A-C, T	2	—	C, S-P	+	58-73
	Koompassia	7-9	—	C-D, D-E	2-5	(+)	C-P*	$\pm$	67-128
	Maniltoa	4-5	—	E	2-3	—	C-P*, S-P	+	76-84
	Peltophorum	4-5	+	A-C-D, T	2-3	—	C-D	—	48-77
	Pseudosindora	6-8	—	C, T	2	—	C-D	—	51-78
	Sindora	6-8	—	C, T	2-4	—	C-D	—	46-108
	Sympetalandra	5-7	—	(B-) C-D	2	—	C-P*	—	61-72
Papilionoideae	Castanospermum	6-8	—	C-D	3	(+)	(C-P*)	—	70-83
	Dalbergia	7-9	—	D-E, G, H	1-3	+	C-P*	—	74-120
	Erythrina	-8-	—	F	10-12	—	C-P*	—	24-35
	Millettia	6-9	—	D-F	3-4	+	C-P*	—	80-116
	Ormosia	-6-	—	C-D-E	3	+	C-P*	—	67-79
	Pericopsis	7-8	—	(C-) D	3	+	C-P*	—	75-84
	Pongamia			D-E, T	3-4	+			59-74
	Pterocarpus	7-8	—	D-E-G	1-2	+	C-D	—	58-94

Parenchyma type A~H: as in Fig. 2; T: terminal

Crystals C: in chain (or in chambered parenchyma); S: solitary;

D: diffuse; P: in parenchyma; P*: marginal in parenchyma

Table ~~5-1~~⁶ Anatomical characteristics of the wood of *Syzygium* and *Eugenia*
(Myrtaceae)

	<i>Syzygium</i> (Old world)	<i>Eugenia</i> (New world)
① Vessels	Pores larger (max. 100-200 μ m); solitary and in radial multiples of 2-8	Pores smaller (max. 75-90 μ m); exclusively solitary
② Vascentric tracheids	Absent	Present
③ V-R pits	Round to elongated, simple	Small (4-5 μ m), bordered, similar to V pits
④ Axial parenchyma	Paratracheal, vascentric, aliform to confluent, or in wavy bands	Apotracheal, diffuse and in narrow bands
⑤ Fibres	Pits small and not distinct	With numerous bordered pits

Table ~~5-2~~⁷ Some characteristics of the wood of *Lophopetalum*, *Kokoona* and *Bhesa*
(Celastraceae)

	<i>Lophopetalum</i>	<i>Kokoona</i>	<i>Bhesa</i>
① Vessels	Solitary and in radial multiples of 2-3; perforations simple	Exclusively solitary; perforations simple	Mostly in radial multiples of 2-4; perforations scariform
② VR-pits	Similar to v-pits, very small, 3-4 μ m in diam.	Same as <i>Lophopetalum</i>	round or elongated
③ Rays	Uniseriate only	Same as <i>Lophopetalum</i>	1-3 seriate
④ Axial parenchyma	In regularly spaced narrow bands	In regularly spaced broad bands	Irregularly reticulate
⑤ Pits on fibres	Not distinct	Distinct	Not distinct
⑥ Weight	Light (Sp. gr. ad: 0.34-0.58)	Heavy (Sp. gr. ad: 0.80-1.10)	

Table 8 Anatomical characteristics of the wood of Mesua and Kayea (Guttiferae)

	Mesua	Kayea
① Vessels	In oblique pattern (similar to Calophyllum)	Almost evenly distributed
② Vasicentric tracheids	thick around vessels	sparse
③ Fibres	Libriform wood fibre	Fibre tracheid
④ Rays	uniseriate only	1-2 or 1-3 seriate

Table 9 Some characteristics of wood of Abelia and Zabelia (Caprifoliaceae)

	Abelia	Zabelia
① Stem (twig)	Smooth	With 6 regular furrows
② Porosity	Diffuse-porous	Ring-porous
③ Perforation of vessels	Scalariform with many bars	Mostly simple, smt. scalariform with a few bars
④ Aggregate rays	Absent	Present in the part of furrows found in stem (twig)

Table 10 Some characteristics of wood of Terminalia (Combretaceae)

	Group A	Group B
① Rays	Exclusively uniseriate	1-2 to 1-4 seriate
② Crystals	Styloid	Druse

Table 11 Some chracteristics of wood of Canarium (Burseraceae)

	Group A	Group B
① Horizontal resin canal	Present	Absent
② Silica grains	Absent	Present

