

学 位 論 文 題 名

広葉樹細胞壁におけるリグニン分布の不均一性

学位論文内容の要旨

本研究は、中国雲南省産の広葉樹49科、91属、101樹種（熱帯材48、亜熱帯材18、温帯材24、寒温帯材11樹種）の道管・木繊維細胞二次壁におけるリグニン分布の不均一性を組織化学手法の一つである顕微分光法により調べたものである。

木材細胞壁のリグニン分布は、針葉樹では主にグアイアシルリグニン（G）であり、広葉樹ではシリングルリグニン（S）が出現し、GとSの混合であるGS-リグニンに変化する。このGSリグニンにおけるGとSの構成比率は、樹種及び細胞により変動していることがわかっているが、明確な結果が得られていない。

本研究は、101樹種を無孔材、環孔材、半環孔材、放射孔材と散孔材に整理して、それらの道管、木繊維二次壁におけるリグニン分布の変化を調べた。また、道管形態の変化（大きさと壁厚）、生育地の変動とそれらのGSリグニンの比率の変動の関係を調べ、広葉樹進化の道すじ、形態の進化、樹木生育の活動との対応を把握しようとした。それらのリグニン性質の細胞二次壁レベルでの研究は、GSリグニンの分布と樹木の生育との関連の解明にとって極めて有益なことと思っている。上述の細胞壁レベルにおけるリグニン分布の研究は、世界的にもあまり進んでいない。その理由は顕微鏡下でのリグニンの定性もしくは定量分析化学の手法的な限界にある。本研究では、目的が多数の樹種を調査することが必要条件になるので、簡便な呈色反応を応用することにして、その精度を高めるための手法の開発と、その正確度を証明しようとした。

第1章、第2章は緒言と研究史を述べた。

第3章と第4章では、供試材（生立木からの試料と材鑑）の収集、実験方法（UV・VISスペクトル法、化学分析法）の使用、その妥当性及び実験値の取扱いを検討した。モイレ反応の可視吸光曲線での $A_{\max}/A_{\min}$ または $A_{520\text{nm}}/A_{420\text{nm}}$ の比値を利用し、スペクトルの結果を数値化した。すなわち、この比値が1より大きいと、吸収極大のピークが現れ、S核がリッチとして認識した。この比値が1より小さく、針葉樹におけるものと類似していれば、G核がリッチと認識し、1に近づくほどGSリグニンのS核が、少しずつ増加していくものと認識した。測定されたすべての樹種のVIS

スペクトルの数値を早・晩材道管，早・晩材木繊維に分けて，類型化すると，A，B，C，D，Eの5つのグループに分類することができる。本研究では，この分類に従って，考察を進めた。

group	Amax/Amin		or A520nm/A420nm	
	E. Vessel	L. Vessel	E. Fiber	L. Fiber
A	< 1	< 1	< 1	< 1
B	< 1	< 1	< 1	> 1
C	< 1	< 1	> 1	> 1
D	< 1	> 1	> 1	> 1
E	> 1	> 1	> 1	> 1

E. Vessel: Vessel in early wood; L. Vessel: Vessel in late wood;
E. Fiber: Fiber in early wood; L. Fiber: Fiber in late wood.

第5章では道管の配列とGSリグニンの変動を検討した。①無孔材の水青樹は針葉樹と似ており，早・晩材仮道管二次壁には主にGーリグニンが含まれる（Aグループ）。②環孔材の孔圏大道管は主にGーリグニンであるが，晩材部の小道管はSーリグニンがリッチである。しかし，Sの比率は木繊維よりかなり小さかった。実験された9樹種の環孔材は全部Dグループに分けられた。③放射孔材は道管と木繊維二次壁におけるGSリグニンの分布とともにS核がリッチで，早材より晩材，道管より木繊維でSーリグニンが増えた。4樹種の放射孔材はEグループであった。④散孔材のGSリグニン分布は5つのグループにわたっているが，A，C及びEグループの出現率はそれぞれ27%，39%，25%となり，B，Dのもの（5%，3%）は僅かであった。Cグループのものは30樹種で，最も多かった。⑤10樹種の半環孔材のうち，形態上は環孔材と似ているもの（3種）がDグループに分けられ，散孔材と似ているものがAグループ（2種），Bグループ（2種），Cグループ（3種）に分けられた。

第6章では，樹木の生育地とリグニン分布の変動を検討した。雲南省は大まかに4つのフロラ地域に分けられる。すなわち，西北の高山寒温帯地域，中部高原の温帯地域，東南部の低山丘陵の熱帯と亜熱帯地域である。本研究で用いた試料は，これらのフロラ地域で採集したものである。樹木の生活環境は構造に影響を与えると同様に，リグニン分布にも影響を与えている。最も特徴があるのは熱帯材のリグニン分布である。実験された熱帯材48樹種の約50%は道管だけではなく，木繊維の二次壁もG核がリッチであった。この特徴は，紫外線顕微分光法，ウイスナ呈色反応，ニトロベンゼン酸化によるS/V比のいずれでも認められ確認された。熱帯材は上述のようにAグループのものが最も多かった。亜熱帯材はBグループのものが多かった。温帯材はC・D・Eの方が多かったが，寒温帯材はC・Eのものが多く，そのうち，CよりEのほうが多かった。即ち，熱帯から寒温帯に向かって，広葉樹のGSリグニンは，晩材木繊維→早材木繊維→晩材道管→早材道管の順序でSーリグニンの比率が徐々に増えていくことが認められるようである。

第7章では，道管と木繊維の直径と壁厚を調べ，それらの大きさによって分類して，その分類

された組の平均値を計算し、細胞の形態に対応させて二次壁のリグニン分布を検討した。その結果、①管孔の接線径によって、 $<100\mu\text{m}$, $100-150\mu\text{m}$, $150-200\mu\text{m}$, $>200\mu\text{m}$ の4組に分けられた道管は、その接線径の増大にしたがって、二次壁におけるGSリグニンの分布比率でG核が増える傾向がはっきりと現れた。②木繊維の直径によって、101樹種の木繊維を直径階級Ⅰ($20-10\mu\text{m}$)、Ⅱ($20-15\mu\text{m}$)、Ⅲ($25-10\mu\text{m}$)、Ⅳ($25-15\mu\text{m}$)、Ⅴ($30-15\mu\text{m}$)、Ⅵ($>30\mu\text{m}$)に分けた。大きさの増加に伴い、GSリグニン比率においてS核の減少、あるいはG核の増加の関係が明らかに認められた。③厚壁の道管($\geq 5\mu\text{m}$)の二次壁のリグニン分布を調べた結果、全部で22樹種あったが、7樹種の熱帯材を除いて、15樹種の道管は比較的Sリグニンがリッチであった。厚壁木繊維でも同様な傾向が認められ、厚い二次壁をもつ木繊維は一般にSリグニンが多く含んでいることが示唆された。④しかし、道管二次壁におけるリグニンの分布は道管の微細形態とはあまり関係がなかった。

第8章は総合考察である。広葉樹リグニンのそのような不均一性は樹木の生長や細胞壁の形成速度とリグニンの生合成経路から解釈されることを論じた。また、その不均一性は、道管・木繊維の機能分担と適合しており、生育地の変化に伴うなど、樹木の進化と関連していると結論される。

学位論文審査の要旨

主 査 教 授 深 澤 和 三

副 査 教 授 笹 谷 宜 志

副 査 教 授 寺 澤 實

副 査 助 教 授 大 谷 諄

本研究は、中国雲南省産の広葉樹49科、91属、101樹種（熱帯材48、亜熱帯材18、温帯材24、寒温帯材11樹種）の道管・木繊維細胞二次壁におけるリグニン分布の不均一性を組織化学手法の一つである顕微分光法により調べたものであり、表40、図83、引用文献117を含む総頁数201頁の和文論文で、参考論文9編が添えられている。

木材細胞壁のリグニンは、針葉樹では主にグアイアシルリグニン（G）であり、広葉樹では、シリングルリグニン（S）が出現し、GとSの混合であるG・Sリグニンに変化する。この

G・SリグニンにおけるGとSの構成比率は、樹種及び細胞により変動することがわかっているが、いまだ明確な結果は得られていない。

本研究では、GとSとで呈色反応が異なるモイレ反応を利用してリグニン分布の不均一性を検討している。顕微可視分光スペクトル曲線を取り、特定波長による吸光度比から各要素について、リグニンのG・Sの構成の量比の推定を行い、その結果を管孔の配列、樹木の生育地及び細胞の形態に結びつけて整理している。

1) 早・晩材の道管・木繊維について、全てがGからなるものをA、晩材木繊維のみがSリッチのものをB、道管がGリッチ、木繊維がSリッチのものをC、早材道管のみGリッチのものをD、全てがSリッチのものをEの、5つのグループに分類できるが、その全てのグループが出現することを明らかにしている。

2) 針葉樹に見られるGリグニンが原始的なもので、Sリグニンが進化したものとする、無孔材ではAグループで原始的であり、逆に環孔材はD、放射孔材はEグループにまとめ、樹木の進化とよく対応することを示した。77樹種の散孔材では中間のCグループが最も多く(39%)、A(27%)、B(5%)、D(3%)、E(25%)と幅広く現れ、進化の幅と共に、生育地・細胞の大きさなど他の因子の介在することを示した。半環孔材は環孔材的なものと、散孔材的なものとに分かれることを指摘している。

3) 樹木の生育地とリグニン分布の変動について、最も特徴があるのは熱帯材であることを示した。48樹種の約50%は道管ばかりではなく、木繊維の二次壁もG核がリッチであった。この特徴を、紫外線顕微分光法、ウイスナ呈色反応、ニトロベンゼン酸化によるS/V比のいずれからも確認している。また、101樹種のGSリグニン分布は、熱帯から寒温帯に向かって、晩材木繊維→早材木繊維→晩材道管→早材道管の順序でSリグニンが徐々に増えていくことを指摘している。

4) 道管と木繊維の直径と壁厚を調べ、それらの大きさによって分類して、その分類された組の平均値を計算し、細胞の形態に対応させて二次壁のリグニン分布を検討した。その結果、①管孔の接線径によって、100 μm 以下、100–150 μm 、150–200 μm 、200 μm 以上の4組に分けられた道管は、その接線径の増大にしたがって、G核が増える傾向がはっきりと現れることを示した。②木繊維の直径によって、直径階級I(20–10 μm)、II(20–15 μm)、III(25–10 μm)、IV(25–15 μm)、V(30–15 μm)、VI(30 μm 以上)に分けた。大きさの増加に伴い、S核の減少、あるいはG核の増加との直線関係が明らかに認められることを示した。③厚壁の道管(5 μm 以上)の二次壁のリグニン分布を調べた結果、22樹種のうち、7樹種の熱帯材を除く、15樹種の道管ではSリグニン

が比較的リッチであった。厚壁木繊維でも同様な傾向が認められ、厚い二次壁をもつ木繊維では一般にSリグニンが多く含まれていることを示唆している。④しかし、道管二次壁におけるリグニンの分布は修士課程で調べた道管の微細形態とはあまり関係がないことも指摘している。

総合考察として広葉樹リグニン分布の上記のような不均一性になる原因を樹木の生長・細胞壁の形成速度とリグニンの生合成経路から解釈して論じている。また、その不均一性は、道管・木繊維の機能分担と適合しており、生育地の変化によるものなど、樹木の進化と関連しているであろうと結論している。

本論文は生育地を異にする多くの広葉樹について、G・Sリグニンの不均一性を組織化学的見地から述べたものであり、学術上多くの新知見を加えた。木材組織学のみならず樹木系統形態学その他に寄与するところ大である。よって審査員一同は、最終試験の結果と合わせて、本論文の提出者呉晋は博士（農学）の学位を受けるのに十分な資格があるものと認定した。