

学 位 論 文 題 名

Ultrastructural Investigation on Tension wood
in Artificially Inclined Japanese Ash Trees

（ヤチダモの人為的傾斜木における引張りあて材の微細構造）

学位論文内容の要旨

あて材は、鉛直方向から傾斜した幹や枝に形成される特異的な性質をもつ木部であり、傾斜した樹幹を直立状態に戻す機能や枝の角度を一定に保持する機能をもつとされている。広葉樹材においては、一般的には傾斜上側に形成され、引張りあて材と呼ばれている。引張りあて材の形成部では偏心成長が認められ、組織学的には未木化でセルロースミクロフィブリルの配向が細胞軸にほぼ平行であるゼラチン層（以下G層）が木繊維壁に形成される。また、木部細胞の形態や組織構造、化学成分も正常材部とは異なっている。しかしながら、これらの特徴は樹種により、また同一樹種でも樹幹内の位置や樹木の生育状態により変動することが報告されているが、それらの知見は不十分である。

本論文は、人為的に樹幹を傾斜させ形成させたヤチダモ引張りあて材の組織構造的特徴、特にその木繊維細胞壁の微細構造を解剖学的に調べ、さらにその細胞壁形成過程を明らかにしようとしたものである。内容の要旨は以下のとおりである。

研究史では、引張りあて材の解剖学的性質や微細構造に関する既往の報告について概説し、この課題についてこれまでに得られている知見や問題点を整理している。トネリコ属樹種の木繊維のG層については、定説がないこと、また二次壁内でのG層へのセルロースミクロフィブリル配向変化についても詳細な知見が得られていないことを示し、本研究の目的の重要性を明確にしている。

第3章では、ヤチダモ若齢木の樹幹を、鉛直方向に対して0°（正常材として用いた）、30°、60°、90°に人為的に傾斜させ、処理後の肥大成長の違いによる偏心度や木部細胞の解剖学的性質について傾斜角度別に調べている。

30°に傾斜させた樹幹では、傾斜上側の肥大成長が促進される一方で、傾斜下側の肥大成長が抑制されることにより、著しい偏心成長が起こった。これに対して、さらに大きい角度(60°と90°)で傾斜させた場合、枝や側芽の成長が促進され、本来主軸である樹幹の肥大成長が著しく抑制された。肥大成長の抑制は傾斜の上側と下側で起こるため、偏心度は30°の場合と比較して低下した。この傾向は、60°に傾斜させた供試木よりも90°に傾斜させた供試木に強く現れた。引張りあて材部の解剖学的性質を走査電子顕微鏡により調べた。人為的傾斜後に形成された木部では、傾斜の角度によらず、いずれの供試木でも正常材部と比較して、小径の孔圏道管が形成された。木繊維は、細胞壁厚が大きくなり、その内腔径が小さくなる特徴が認められた。また、傾斜上側の木部では、早材部の木繊維の方が晩材部の木繊維よりも細胞壁厚が大きくなった。これは、正常材部における木繊維細胞壁厚の年輪内変動傾向とは逆の傾向である。30°に傾斜させた試料について、木繊維細胞壁中のリグニン分布を紫外線顕微鏡により調べた。傾斜上側に形成された木繊維二次壁では正常材部の木繊維と比較して紫外線の吸収度が低く、ゼラチン層を形成していることが示唆された。一方、傾斜下側の木繊維二次壁では正常材部の木繊維と比較して紫外線の吸収度が高くなっており、木繊維二次壁の木化度に、傾斜下側の木部>正常材部の木部>傾斜上側の木部、という関係があることが明らかになった。

第4章では、引張りあて材部の木部繊維の微細構造について観察している。30°に傾斜させた供試木について、引張りあて材部の木繊維二次壁の微細構造を透過電子顕微鏡(TEM)及び電界放射型走査電子顕微鏡(FE-SEM)により調べた。引張りあて材部の木繊維二次壁は、二次壁外層(S₁層)とG層により構成されていた。一般に、引張りあて材部の木繊維二次壁では、G層と他の壁層がはく離し易いとされているが、ヤチダモではそのようなはく離は認められなかった。これは、S₁層からG層へのセルロースマイクロフィブリルの配向変化が徐々に起こることや、細胞壁成分の構成が両層であまり変化しないことによるものと考えられた。G層最内表面のセルロースマイクロフィブリルの配向は、Z方向のスティープヘリックスであった。その傾角は、細胞軸に対して0~25°であり、木繊維間で変動が認められたが、多くは5~10°の範囲であった。過マンガン酸カリウム染色の結果から、G層は木化度は低いもののリグニンが存在すること、S₁層の木化度も正常材部の木繊維二次壁と比較して低いことが明らかになった。

第5章では、二次壁形成中の引張りあて材部木繊維におけるセルロースマイクロフィブリルと表層微小管の配向変化について検討している。30°に傾斜させた供試木について、様々な分化段階の木繊維における堆積中セルロースマイクロフィブリルの配向をFE-SEMにより観察した。二次壁S₁層の形成開始段階では、まず細胞軸に対する傾角が45°でSらせん方向に配列したセルロースマイクロフィブリルが堆積した。続いてセルロースマイクロフィブリルは、細胞内腔側からみて時計回りに徐々に配向を変化させながら堆積を続け、配向が細胞軸にほぼ平行になると、そのまま配向を変化させずに堆積を続けた。このセルロースマイクロフィブリルの配向変化の様式は、様々な植物種の細胞壁において近年明らかにされている「ヘリコイダル構造」に相当するものと考えられる。その後、1)細胞軸にほぼ平行なまま配向変化を起こさずにセルロースマイクロフィブリルの堆積が終了するもの、2)細胞内腔側からみて反時計回りに徐々に配向を変化させ、最終的に傾角が5~25°のZらせん方向に配列するセルロースマイクロフィブリルが堆積して壁肥厚を終了するもの、の2タイプの細胞壁が認められた。これらの知見から、セルロースマイクロフィブリルの配向変化様式及びS₁+G層タイプの細胞壁をもつゼラチン繊維の細胞壁構造のモデルを提唱した。さらに、様々な分化段階の木繊維における表層微小管の配向変化を、免疫蛍光抗体法を用いた蛍光顕微鏡、超薄切片法を用いたTEM及びFE-SEMにより観察した。S₁層の堆積開始からG層の堆積終了までにわたる表層微小管の配向変化の挙動は、セルロースマイクロフィブリルの配向変化の挙動と一致していた。この結果から、引張りあて材部の木繊維に堆積するセルロースマイクロフィブリルの配向は、表層微小管により制御されていると結論づけられた。また、G層堆積中の表層微小管は高密度で存在し、G層においてセルロースマイクロフィブリル相互が高い平行性をもつこととの深い関わりが示唆された。

以上の結果を基にして、ヤチダモ引張りあて材の解剖学的特徴、特に木繊維の細胞壁構造や細胞壁形成過程について総合考察を行っている。

学位論文審査の要旨

主 査	教 授	深 澤	和 三
副 査	教 授	寺 澤	實
副 査	助教授	平 井	卓 郎
副 査	助教授	大 谷	諄

学 位 論 文 題 名

Ultrastructural Investigation on Tension wood in Artificially Inclined Japanese Ash Trees

(ヤチダモの人為的傾斜木における引張りあて材の微細構造)

本論文は、人為的に樹幹を傾斜させ形成させたヤチダモ引張りあて材の組織構造的特徴、特にその木繊維細胞壁の微細構造と形成過程を解剖学的に明らかにしようとしたものである。6章より構成され、図13、表2、写真58を含む、総頁数167の英文論文である。引用文献は226であり、別に参考論文11編が付されている。

研究史では、引張りあて材の解剖学的性質や微細構造に関する既往の報告について概説し、トネリコ属樹種の引張りあて材部の木繊維二次壁の微細構造について詳細な知見が得られていないことを指摘し、研究目的の重要性を明確にしている。

第3章では、ヤチダモ若齢木の樹幹を、鉛直方向に対して 0° （正常材として用いた）、 30° 、 60° 、 90° に人為的に傾斜させ、処理後の肥大成長の違いによる偏心度や木部細胞の解剖学的性質について傾斜角度別に調べている。まず、 30° に傾斜させた場合、傾斜上側の肥大成長が促進される一方で傾斜下側の肥大成長が抑制されることにより著しい偏心成長が起こるのに対して、大きい角度（ 60° と 90° ）で傾斜させた場合、傾斜の上側と下側で同様に肥大成長が著しく抑制されるため、 30° の場合と比較して偏心度が低下することを明らかにしている。続いて、引張りあて材部の解剖学的性質を走査電子顕微鏡により調べ、人為的傾斜後に形成された木部では、傾斜の角度によらず、正常材部と比較して小径の孔圏道管が形成されることが、木繊維の細胞壁厚が大きくなるとともにその内腔径が小さくなること、傾斜上側の木部では早材部の木繊維の方が晩材部の木繊維よりも細胞壁厚が大きくなること、などを明らかにしている。さらに、 30° に傾斜させた試料について、木繊維細胞壁

中のリグニン分布を紫外線顕微鏡により調べ、木繊維二次壁の木化度に、傾斜下側の木部>正常材部の木部>傾斜上側の木部、という関係があることを明らかにしている。

第4章では、 30° に傾斜させた供試木について、引張りあて材部の木繊維二次壁の微細構造を透過電子顕微鏡（TEM）及び電界放射型走査電子顕微鏡（FE-SEM）により調べている。引張りあて材部の木繊維二次壁は、二次壁外層（S₁層）とゼラチン層（G層）により構成され、G層最内表面のセルロースマイクロフィブリルの配向は、Z方向のステープヘリックスであること、その傾角は細胞軸に対して $0\sim 25^{\circ}$ であることを明らかにしている。過マンガン酸カリウム染色の結果から、G層にはわずかにリグニンが存在すること、S₁層の木化度も正常材部の木繊維二次壁と比較して低いことを指摘している。

第5章では、二次壁形成中の引張りあて材部木繊維におけるセルロースマイクロフィブリルと表層微小管の配向変化について、FE-SEMと免疫蛍光抗体法により検討し、以下の結果を得ている。セルロースマイクロフィブリルは、二次壁S₁層の形成開始段階では細胞軸に対する傾角が 45° でSらせん方向に配列し、続いて細胞内腔側からみて時計回りに徐々に配向を変化させながら堆積を続け、配向が細胞軸にほぼ平行になると、そのまま配向を変化させずに堆積を続ける。その後、細胞軸にほぼ平行なまま配向変化を起こさずに堆積が終了する場合と細胞内腔側からみて反時計回りに徐々に配向を変化させ、最終的に傾角が $5\sim 25^{\circ}$ のZらせん方向に配列して堆積を終了する場合がある。このような、セルロースマイクロフィブリルの堆積過程における配向変化の挙動は、S₁層の堆積開始からG層の堆積終了までにわたる表層微小管の配向変化の挙動と一致する。これらの知見から、セルロースマイクロフィブリルの配向変化様式及びS₁+G層タイプの細胞壁をもつゼラチン繊維の細胞壁構造のモデルを提唱している。引張りあて材部の木繊維に堆積するセルロースマイクロフィブリルの配向の制御機構について言及している。

以上の結果を基にして、ヤチダモ引張りあて材の解剖学的特徴、特に木繊維の細胞壁構造や細胞壁形成過程について総合考察を行っている。

本論文では、種々の顕微鏡を用いてヤチダモ引張りあて材の木繊維壁の微細構造及び形成メカニズムについて新知見を得ており、その成果は高く評価される。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A. K. M. アザド-ウド-ドゥラ プロダンは博士（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。