

木材の腐朽型, その木材保存処理への活用*

高 橋 旨 象**

Fungal Decay Types, Their Significance in Wood Preservation*

Munezoh TAKAHASHI**

(昭和61年8月4日受理)

は じ め に

木材と微生物とのかかわり合いは, 木材が空隙・空間の多い多孔性物質で, 細胞壁がセルロース, ヘミセルロース, リグニンという高分子物質が複雑にからみ合った層状構造から成り, さらに一部の細胞内には少量ではあるがでん粉, アミノ酸, 蛋白質, 糖類などの分解されやすい物質が蓄積されていることから発している。すなわち, これらの物質の一部またはすべてを分解できる微生物にとって, 木材は生育に必要な空間, 酸素, 水分, 栄養の供給源である。木材の腐朽は, 腐朽菌の分泌する酸素の作用により細胞壁構成成分が分解され, 細胞を基本単位として成立っている木材の組織構造が崩壊して行く理象である。細胞壁構成成分の分解様式, 順序, 比率などや細胞壁構造の破壊の様相は, 菌の種類ごとに少しずつ異なるが, いくつかのタイプにまとめることができ, これを腐朽型という。ある菌の腐朽型は攻撃する樹種に関係なく一定しており, 各菌の遺伝的形質にもとづいている。このような木材腐朽能力は担子菌だけでなく, 子のう菌, 不完全菌, 接合菌などを含めた真菌類に程度の差はあれ多く見出だされている。また最近では細菌や放線菌による木材の劣化も重要視されつつある。

ここでは, 各腐朽型の特徴を木材細胞壁の成分分解や破壊様相を中心に説明し, それを木材保存処理にどのように結びつけて行けばよいかについて, 最近の知見を紹介しつつ述べてみたい。

1. 真菌類による木材の腐朽

1-1 生理・生態的特徴

動物界と植物界という生物二分説はもはや過去のものとなり, 菌界を加えた生物三界説が定着し始めている。この菌界の分け方には種々の考え方があるが, まず細胞に核膜のある核を持つ真核菌類と, そうでない原核菌類に二分することについては異論がない。真菌類は細菌類に対するものとして以前から用いられており, 真核菌類と同義である。

真菌類による木材の腐朽は, 褐色腐朽, 白色腐朽及び軟腐朽の三型に分けられている。この区分はもともと腐朽の進展した木材の外観から名付けられたが, 実際には腐朽菌の分類的位置, 生理・生態, 腐朽材の物理的, 化学的, 組織構造的な変化と密接な関連がある。

* 第41回木研公開講演会(昭和61年5月16日, 大阪)において講演。

** 高耐久性木材開発部門 (Research Section of High Performance Wood Products)

褐色腐朽菌は、セルロースとヘミセルロースをほぼ同じ割合いで分解する。一般にリグニンはある程度低分子化され可溶性が高まるが、完全に分解されることは少ない。自然界では針葉樹材を侵すものが多く、針葉樹材を多用する住宅構造部材でも褐色腐朽菌による被害が圧倒的に多くみられる(表1)。白色腐朽菌は、セルロース、ヘミセルロース、リグニンをほぼ同程度に分解する。自然界では広葉樹材に多く発生し、種類は褐色腐朽菌よりはるかに多い。

表1 建築材の腐朽菌

和名*	腐朽型	和名*	腐朽型
ホンゲタケ	白色腐朽	<i>Poria megalopora</i>	白色腐朽
イドタケモドキ	褐色腐朽	ハダイロアナタケモドキ	白色腐朽
イドタケ	褐色腐朽	<i>Poria placenta</i>	褐色腐朽
キカイガラタケ	褐色腐朽	マワタグサレタケ	褐色腐朽
ヒメキカイガラタケ	褐色腐朽	ワタグサレタケ	褐色腐朽
キチリメントケ	褐色腐朽	チョークアナタケ	褐色腐朽
マツオオジ	褐色腐朽	ハリナミダタケ	褐色腐朽
ヘラバタケ	白色腐朽	<i>Serpula incrassata</i>	褐色腐朽
イチョウタケ	褐色腐朽	ナミダタケ	褐色腐朽

* 和名のないもの(日本に分布しないもの)は学名で記す。

これらの腐朽はすべて担子菌により起こるとされているが、大型の子実体(いわゆるキノコ)を作る子のう菌(マメザヤタケ、チャコブタケなど)にも、腐朽材の外観や残存化学成分の比率から、白色腐朽菌と称してもよいものがある¹⁾。担子菌の場合、同じ属か同じ科のものはすべて褐色腐朽菌または白色腐朽菌から成ることが多く、逆にこれが分類の有力な手掛りになる。

軟腐朽菌は、褐色腐朽菌と同様に主としてセルロースとヘミセルロースを分解するが、若干のリグニン分解力を持つものもある。軟腐朽は子のう菌と不完全菌により起こるとされてきたが、接合菌の中にも *Rhizopus* のように木材の重量減少を起こすものがある。軟腐朽は高含水率の木材に多く発生するが、これは軟腐朽菌が本来高含水率を好むからではなく、そのような条件下では担子菌より優位に立てるからである。一般に広葉樹材の方が軟腐朽菌によく侵され、単独の菌を用いる室内腐朽試験ではとくにその傾向が顕著である。しかし自然条件ではこの差が小さくなり、複数の種類の菌の作用による相乗効果に関与しているらしい。

表面汚染や辺材変色により木材の品質を低下させる真菌類として、表面汚染菌や変色菌と言われるカビ類がある。これらは木材の細胞壁成分をほとんど分解できないので強度の低下は起こらない。しかしこれらの菌の生育により木材の含水率が上昇したり防腐剤の分解が起り、腐朽菌の侵入が促進される場合の多いこと、また大量に発生するカビ胞子の吸入による健康阻害問題などがあり、これらの防除も腐朽同様重要である。木材劣化真菌類の区分、その分類的位置との関連及び栄養源として利用する木材化学成分の種類をまとめると表2のようになる。

1-2 多糖類の分解

腐朽にともなう木材の重量減少とセルロースの減少との関係を腐朽型別に示すと図1の通りである²⁾。先に述べたように、白色腐朽菌は細胞壁成分をほぼ同じ比率で分解するので両者の減少率が一致するが、褐色腐朽材と軟腐朽材ではセルロース減少率の方が大きくなる。木材の1%アルカリ可溶成分は糖、ペクチン、ヘミセルロース、リグニンなどから成るが、白色腐朽材ではその増加が僅かであるのに対し褐色腐朽材では

表2 木材劣化真菌類の区分と利用する木材成分

木材劣化真菌類	分 類				利用木材成分	
					細胞壁成分	そ の 他
	接合菌類	子のう菌類	担子菌類	不完全菌類	セルロース ヘミセルロ リグニン	で糖アたん んミんばく ぶノく ん類酸質
表面汚染菌	●	●		●		●
変色菌		●		●		●
褐色腐朽菌			●		● ● ●	●
白色腐朽菌		●	●		● ● ●	●
軟腐朽菌	●	●		●	● ● ●	●

●は“まれ”または“わずか”を示す

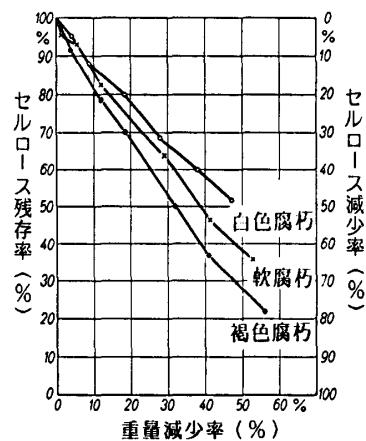


図1 腐朽にともなうブナ材セルロースの減少²⁾

著しく増加する(図2)³⁾。図には示されていないが、軟腐朽材ではアルカリ可溶成分含有率はほとんど変化しないことが明らかにされている²⁾。図3は腐朽材中の可溶性糖類のペーパークロマトグラムの一例で²⁾、褐色腐朽材では腐朽の初期(重量減少率4%)でも非常に進んだ段階(56%)でもセルロースとヘミセルロースの分解に由来する種々の糖類——キシロテトラオース、キシロトリオース、セロビオース、アラビノビオース、キシロビオース、ガラクトース、グルコース——が検出される。しかし白色腐朽材では、腐朽のどの段階でもごく僅かしか検出されず、軟腐朽材では全く認められない。これは白色腐朽菌や軟腐朽菌が分解物をすぐに吸収・利用するが、褐色腐朽菌は利用を上回る分解が行われるためであり、1%アルカリ可溶成分量の変化傾向と考え合せて、多糖類の分解において褐色腐朽菌は“浪費型”，白色腐朽菌は“堅実型”，軟腐朽菌は“その日暮らし型”である²⁾と言われる所以である。

褐色腐朽菌と白色腐朽菌では、腐朽にともなうセルロース重合度の低下様相に著しい相違がある。すなわち図4³⁾に示したように、白色腐朽材では重合度の低下が腐朽の全期間を通じてきわめて緩慢であるのに対し、褐色腐朽材では腐朽の初期で急激に低下する。それにもかかわらずセルロース分解酵素系のうち、セルロース分子の解重合に関与するC₁系セルラーゼは褐色腐朽菌ではいまだに発見されていない⁴⁾。さらに興味のあるのは、ろ紙やセルロース粉末などの結晶性セルロースを唯一の炭素源として培養しても、大部分の

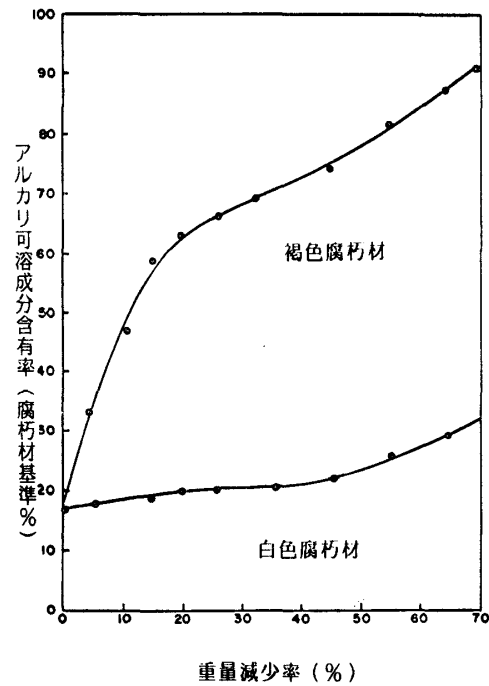


図2 腐朽による1%アルカリ可溶成分の変化³⁾

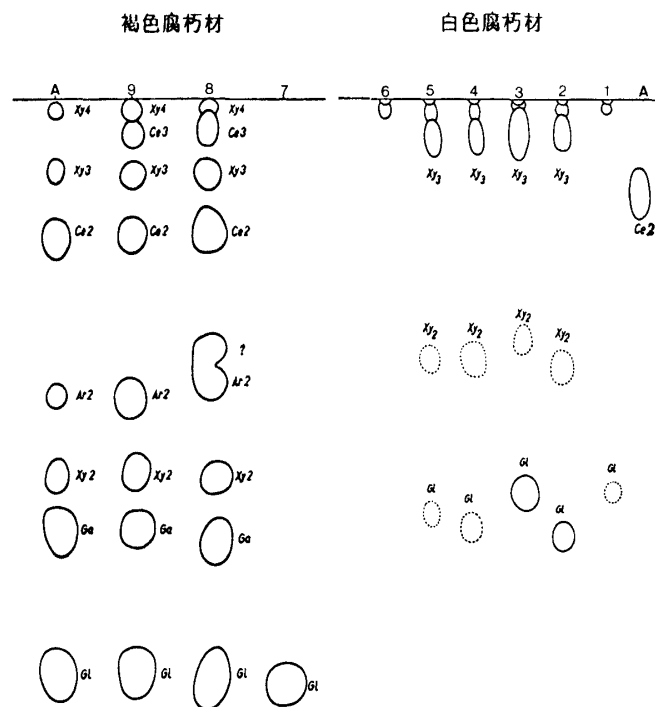


図3 ブナ腐朽材中の可溶性糖類のペーパークロマトグラム²⁾

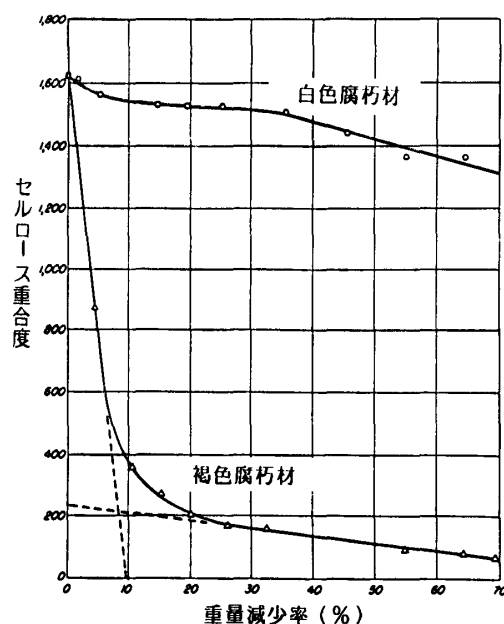
1 : 重量減少率 0%, 2 : 4%, 3 : 9%, 4 : 18%, 5 : 28%, 6 : 38%
7 : 0%, 8 : 4%, 9 : 56%

A : 対照

Ce2 : セロビオース, Ce3 : セロトリオース, Gl : グルコース

Xy2 : キシロビオース, Xy3 : キシロトリオース, Xy4 : キシロテトラオース

Ar2 : アラビノビオース, Ga : ガラクトース

図4 腐朽によるセルロース重合度の変化³⁾表3 結晶セルロースを分解する褐色腐朽菌^{5,9)}

学 名	和 名
<i>Coniophora arida</i>	—
<i>Coniophora olivacea</i>	イドタケモドキ
<i>Coniophora puteana</i>	イドタケ
<i>Gloeophyllum trabeum</i>	キチリメンタケ
<i>Hygrophoropsis aurantiaca</i>	ヒロハアンズタケ
<i>Paxillus panuoides</i>	イチョウタケ
<i>Pholiota adiposa</i>	スメリスギタケ
<i>Serpula himantoides</i>	—
<i>Serpula lacrymans</i>	ナミダタケ

褐色腐朽菌はそれを利用できないことである⁵⁾。しかし木材と接触させておくとこれらのセルロースは分解される⁶⁾。これらの事実から、褐色腐朽菌のセルロース分解系の発現にはリグニンまたはヘミセルロースの存在が必要なのではないかと考えられる。また腐朽初期のセルロース重合度の急激な低下における水酸化ラジカル関与の可能性^{7,8)}などを含め、褐色腐朽菌の木材腐朽機構は他の腐朽型とは著しく異なったものであると考えられるが、これについては次節で述べる。少数ではあるが白色腐朽菌と同様に結晶性セルロースを唯一の炭素源として利用できる褐色腐朽菌も存在する(表3)^{5,9)}。これらの褐色腐朽菌には建築材を侵すものが多い(表1を参照)。Jülichの提唱している担子菌の新分類体系¹⁰⁾では、キチリメンタケとスメリスギタケ以外はすべて Boletales という目(現在一般的な Singer の分類体系¹¹⁾では Boletaceae: イグチ科)に属していること、キチリメンタケ、スメリスギタケ、ナミダタケのようにリグニンモデル化合物を分解できる数少ない褐色腐朽菌が含まれていることなど、このグループには褐色腐朽菌の原型との関連を示唆させるものがあり興味深い。一方、白色腐朽菌はすべて唯一の炭素源として結晶性セルロースを利用でき、軟腐朽菌もほとんどが、変色菌と表面汚染菌はその大半が結晶性セルロースを分解することができる。

1-3 リグニンの分解

白色腐朽菌がリグニンを分解することはよく知られている。白色腐朽菌を含めた微生物によるリグニンの分解についてはすでに膨大な研究報告があり、本誌 No. 16 と No. 17 には分解機構に重点を置いた榎¹²⁾及び島田¹³⁾の総説が掲載されている。リグニン代謝に関する研究は、天然のリグニンに存在する主要な結合様式を有する低分子のモデル化合物の利用により著しい進展を遂げた。よく用いられるのは 4-エトキシ-3-メトキシフェニルグリセロールグアイアシルエーテル (I) と 1-(3',4'-ジメトキシフェニル)-1,3-ジヒドロキシ-2-(4''-メトキシフェニル)プロパン (II) であり (図5), (I) の β -O-4 結合と (II) の β -1 結合

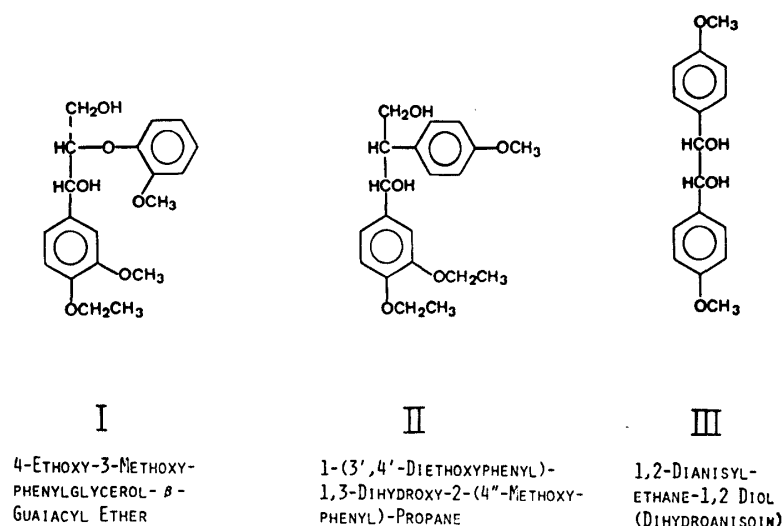


図5 リグニンの微生物分解の研究によく用いられるリグニンモデル化合物

表4 褐色腐朽菌のリグニンモデル化合物分解力

供 試 菌	I	II	III	供 試 菌	I	II	III
ホウロクタケ	—	—	—	マツオオジ	3	1	1
カンゾウタケ	—	—	—	カイメンタケ	—	—	—
ツガサルノコシカケ	—	—	—	スメリスギタケ	3	3	2
キカイガラタケ	—	—	1	ナミダタケ	1	1	1
キチリメンタケ	4	3	3	ワタグサレタケ	—	—	—
マスタケ	—	1	1	オオウズラタケ	—	—	—

—: 分解率0~19%, 1: 20~39%, 2: 40~59%, 3: 60~79%, 4: 80~100%

I, II, III: 図5 参照

は、フェニルプロパン単位当りでリグニン分子の60%以上を占める。またリグニンの微生物分解の重要な中間産物であるフェニルグリセロール及びフェニルグリコールのモデルとしての 1,2-ジアニシル-エタン-1,2-ジオール (ジヒドロアニソイン) (III) (図5) も用いられる¹⁴⁾。筆者らもこれら3種のモデル化合物を用い種々の木材腐朽菌の分解能力を調べた^{9,15,16)}。供試した白色腐朽菌全種と子う菌マメザヤタケは3化合物すべてを種々の速度で分解したが、他の子う菌は (III) しか分解できず、大半の褐色腐朽菌はいずれの化合物も分解できなかった。しかし褐色腐朽菌の中でもマツオオジ、スメリスギタケ、キチリメンタケ、ナミダタケは3化合物すべてを分解した。またマスタケは (II) と (III)、キカイガラタケは (III) にのみ分解活性があった (表4)。白色腐朽菌のうち、3種のモデル化合物をよく分解したものは、木材中のリグニ

ンやセルロースに対しても強い分解活性を示し，これらの成分の減少率と木材の重量減少率との比は両者とも 1.0 に近い値を示した。木材をよく腐朽させた褐色腐朽菌——オオウズラタケ，ホウロクタケ，ワタグサレタケ，マスタケ，キチリメンタケ——のうち，前 4 種はモデル化合物のいずれをも全く分解しないかまたは低い分解活性しか示さなかったにもかかわらず，木材中のリグニンをある程度分解した（木材の重量減少率との比は約 0.4）。モデル化合物に強い分解活性のあるキチリメンタケでは，より大きなリグニンの減少が認められた（同比 0.6）。このように褐色腐朽菌といってもリグニンモデル化合物を全く分解できないものと程度の差はあるが明らかに分解活性を示すものがあるが，前者が大部分を占め，これらはすべて唯一の炭素源としての結晶性セルロースを分解できないようである。一方モデル化合物を分解する少数の褐色腐朽菌については調査された種類がまだ少ないものの，キチリメンタケ，ヌメリシギタケ，ナミダタケのようにろ紙をよく利用できるものがあり，リグニンモデル化合物と結晶性セルロースの分解力がこの少数派の褐色腐朽菌の特徴ではないかと思われる。この特徴はこのグループと白色腐朽菌との類似性を想像させる。しかしリグニンモデル化合物の中間代謝物の分析を行っても，白色腐朽菌 *Phanerochaete chrysosporium* による分解で生成するような代謝物は全く検出されていない⁹⁾。これら褐色腐朽菌の腐朽による木材中のセルロースの重合度低下の様相はまだ調べられていないが，腐朽材の外観，しゅう酸の蓄積による培地 pH の低下¹⁷⁾ など褐色腐朽菌の一般的特徴を備えていることから，このグループといえども白色腐朽菌とは全く異なった機構で木材を腐朽していると考えられる。

Phanerochaete chrysosporium によるリグニンモデル化合物の分解の際 H_2O_2 が発生し¹⁸⁾，水酸化ラジカルの生成とリグニン分解活性に正の相関があること¹⁹⁾，この関係を培地に添加した KTBA (α -keto- γ -methiolbutyric acid) からのエチレンの発生量で確認できること^{20,21)}が明らかにされている。KTBA のエチレンへの変換は 1 電子酸化によるもので，水酸化ラジカルだけでなくパーオキシダーゼによっても起こることが知られており，白色腐朽菌のリグニン分解には水酸化ラジカルよりもパーオキシダーゼが関与している可能性が大きいと言われている²²⁾。榎ら¹⁶⁾はリグニンモデル化合物を分解する褐色腐朽菌でもエチレンが発生すること，モデル化合物を分解しない褐色腐朽菌でも木材やヘミセルロース+モデル化合物を基質とするとエチレンが発生することを報告し，木材中のヘミセルロースが褐色腐朽菌の木材腐朽力発現の引金となるので

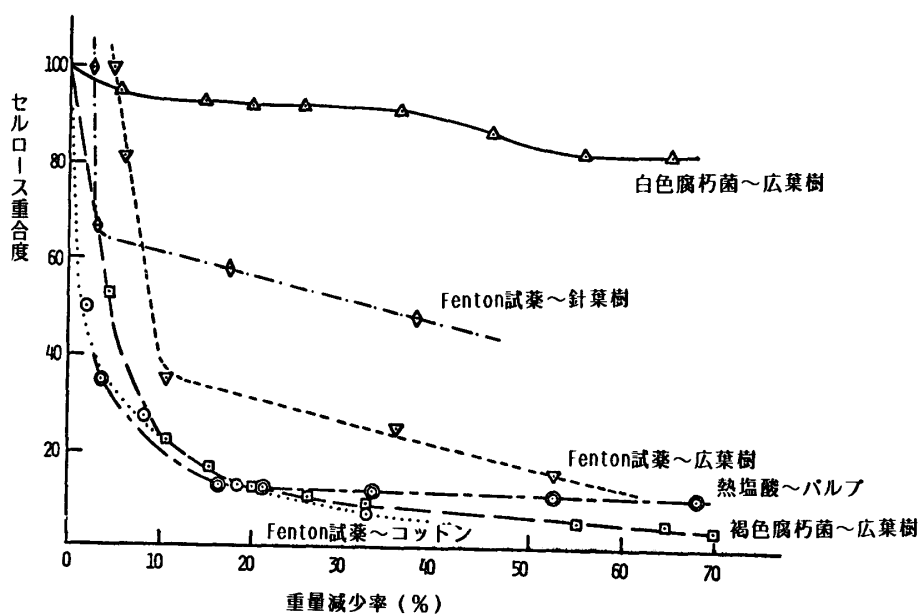


図6 Fenton 試薬処理によるセルロース重合度の変化⁷⁾ (腐朽材は Cowling³⁾ による)

はないかと述べている。

水酸化ラジカルによるセルロース重合度の低下と褐色腐朽菌 *Poria monticola* による木材中のセルロース重合度低下の様相がよく似ていることが Koenigs^{7,9)} により報告されている (図6)。しかし彼の用いた Fenton 試薬 ($\text{H}_2\text{O}_2 + \text{FeSO}_4$) はセルロースに特異的に作用するものではなく、リグニンにも作用するはずである。彼の報告データからリグニン (Klason リグニン) 減少率を算出すると表5のようになり、

表5 Fenton 試薬処理による木材の重量、ホロセルロースならびにリグニンの減少率 (%)⁷⁾

減 少 率	H_2O_2 (%)	FeSO_4 (%)							
		Sweetgum				Loblolly pine			
		0.00	0.028	0.11	0.44	0.00	0.028	0.11	0.44
ホロセルロース 減 少 率	0.00	0	—	1.0	0.8	0	1.0	-0.5	—
	0.06	0.6	4.1	9.1	5.1	1.2	3.9	2.9	2.6
	0.25	-1.0	4.8	15.0	28.3	2.0	8.0	15.4	16.1
	1.00	0.2	8.3	34.6	44.3	2.2	13.0	21.9	35.4
リ グ ニ ン 減 少 率	0.00	0	—	-1.6	2.5	0	-1.7	-1.0	—
	0.06	4.9	12.2	14.1	10.8	0	3.4	1.4	1.2
	0.25	-3.0	14.0	32.9	50.7	0.5	7.2	11.8	13.3
	1.00	2.1	35.1	51.8	77.0	2.5	12.4	24.3	37.4
重 量 減 少 率	0.00	4.8	3.9	5.3	5.9	2.6	2.8	2.0	3.1
	0.06	6.1	10.1	14.3	10.6	3.4	6.3	5.0	4.7
	0.25	3.5	11.0	22.2	35.6	4.1	10.2	16.6	17.5
	1.00	5.3	17.3	30.7	52.6	4.9	15.1	24.6	37.6

最終的には広葉樹材 (Sweetgum) では70%以上、針葉樹材 (Loblolly pine) でも30%以上のリグニンが失われている。したがって褐色腐朽菌による木材の腐朽に水酸化ラジカルが関与しているとしても、その作用は腐朽の初期だけではないかと考えられるが、まだ実験的に確認されていない。

1-4 栄養法の進化とリグニンの関係

地球上にもっとも大量に存在する有機高分子は、植物の細胞壁の骨路となるセルロースである。植物から取出されたセルロースを分解できる微生物の種類は多いが、植物遺体に侵入し細胞壁中のセルロースを栄養源として利用できるものは比較的少なく、リグニン含有率の高い木材ではさらに種類が減少する。この場合は明らかにリグニンが侵入を制限する要因となっており、変色菌や表面汚染菌の中には化学的処理によりリグニンをある程度除去すると木材を腐朽できるものが多い²³⁾。この部分的脱リグニン処理による腐朽の促進は、リグニン分解力の高い白色腐朽菌にも、リグニンをあまり分解しない軟腐朽菌にも認められるが、褐色腐朽菌には認められない²⁴⁾。これらの事実から、栄養法の進化においては、セルロースやヘミセルロースを利用するために、邪魔になるリグニンを排除する能力をもっとも発達させたのが白色腐朽菌で、それに次ぐのが軟腐朽菌であると考えられる。また両者ともグアヤシルリグニン (針葉樹リグニン) よりシリンギルリグニン (広葉樹に存在する) によく作用する²⁵⁾。変色菌と表面汚染菌はセルロース分解力を備えていても、リグニンと共存する木材中のセルロースを利用できる段階には達していない。一方褐色腐朽菌にとって、木中のリグニンはセルロースを分解する上で邪魔にはならないが、その分解に際してはリグニンあるいはヘミセルロースの存在が必要であり、セルロースの分解様式も白色腐朽菌や軟腐朽菌と異なり非酵素的なシステ

ム（たとえば水酸化ラジカル）が一部関与している可能性が大きい。すなわち褐色腐朽菌は，セルロース分解菌（木材を腐朽できない）→ 軟腐朽菌 → 白色腐朽菌という系列とは全く別個に発達したものであり，その起源をうかがわせるような菌は現存していない²⁶⁾。白色腐朽菌が褐色腐朽菌より進化しているという現在一般的な見解は，菌糸構成，担子胞子の形態，菌糸間の自家不和合性などが褐色腐朽菌より複雑であることの他に，褐色腐朽菌～セルロース分解系のみ→単純：白色腐朽菌～セルロース分解系+リグニン分解系の獲得→複雑，という観念に影響されている所が大きい。両者のセルロース分解系が同じものであれば白色腐朽菌のリグニン分解系の新たな獲得は進化を支持する証拠となるであろう。しかしこれまで述べてきたように褐色腐朽菌の木材腐朽機構は白色腐朽菌とは著しく異なったものであり，リグニンの存存は何ら障害となっていないのである。したがって形態的及び遺伝的な点はさておき，生理的な比較においては白色腐朽菌が褐色腐朽菌より進化しているとはいえないのではなかろうか。

軟腐朽菌の特徴としてもっとも知られているのは，次節で述べる木材細胞壁攻撃の際生ずる cavity と erosion である。Nilsson²⁷⁾ は数多くの軟腐朽菌についてその細胞壁攻撃様式を検討し，大部分は両様式（cavity と erosion）を併用するが，一部の軟腐朽菌は erosion のみで cavity を作らないことを明らかにした。また脱リグニン処理による腐朽促進はもっぱら erosion の促進によるもので，cavity 形成にはほとんど影響がないこと，変色菌や表面汚染菌による脱リグニン処理材の攻撃も erosion によるものであることを明らかにした²⁸⁾。後述する白色腐朽菌の細胞壁攻撃様式もこの erosion の発展型であると考えられ，cavity 形成能力は上述のセルロース分解菌から白色腐朽菌に至る系列の途中から派生して軟腐朽菌の生存基盤の確立に貢献したのであろう。

これらをまとめて，木材劣化真菌類における栄養法の進化の系列を考察すると図7のようになる。

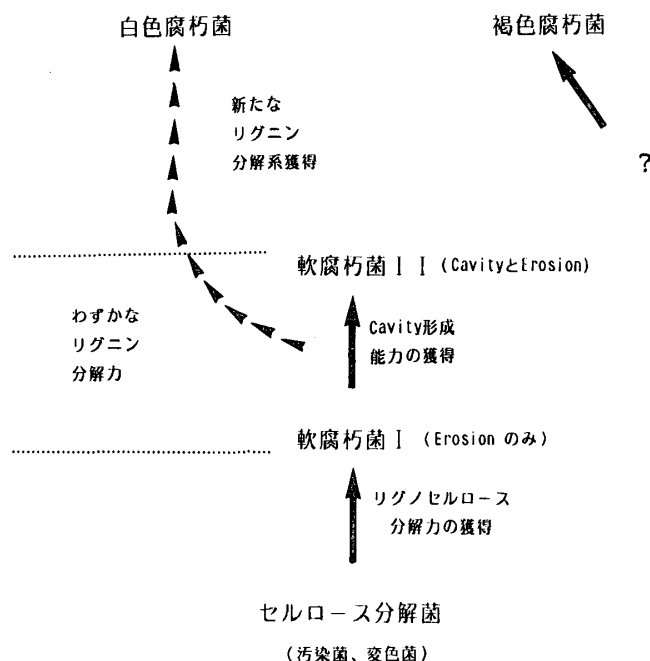


図7 木材劣化真菌類における栄養法の進化

1-5 木材中での菌糸の挙動

木材に侵入した腐朽菌はただちに細胞壁を攻撃せず，当初は分解しやすい低分子の炭水化物を利用して菌糸を増殖させる。したがってどの腐朽型においても，菌糸はまず放射組織に侵入し，その後壁孔通過や細胞

壁穿孔により空間の多い早材仮道管、樹脂道、道管にひろがって行く。これらは薬液の浸透しやすい場所でもあり、薬剤が十分にあれば生育は阻止される。不十分であればやがて薬液浸透量の少ない晩材仮道管や晩材木繊維に侵入し生長する。ついで再び薬剤の多い早材部や道管に侵入する²⁹⁾。

細胞壁の攻撃様式は腐朽型により著しく異なっている。褐色腐朽菌の菌糸は細胞内腔に到達後セルロースとヘミセルロースを分解して行くが、もっぱら二次壁 S_2 層のみに分解が集中し、ついで S_1 層も破壊されるが S_3 層は最後まで残る。このように細胞壁の破壊は内腔の菌糸と離れて起り、酵素は S_3 層を通過して S_2 層へ拡散し、そこで集中的な分解が行われる。白色腐朽菌においても内腔の菌糸から分泌された酵素の作用で細胞壁の破壊が進行するが、局所的な差はあっても全体的には $S_3 \rightarrow S_2 \rightarrow S_1$ と分解が進行し、細胞壁は内腔の側から薄くなって行く。また菌糸と破壊部が近接している。

軟腐朽菌の特徴は、菌糸が内腔にとどまらず S_2 層のミクロフィブリルの配向に沿って伸長し、cavity と呼ばれる空洞の列を作って行くことである。この空洞は木口面では円形の小孔にしか見えないが、実際は両端が円錐状、他は円筒状に S_2 層が分解され消失した跡である (図8)。この空洞は次第に大きくなり、

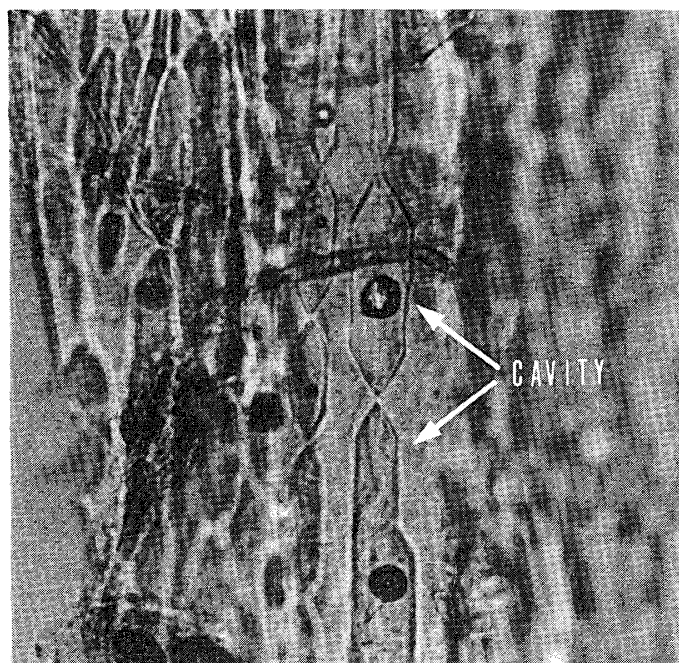


図8 軟腐朽菌による cavity の形式

また合体して複雑な形状となることがある。細胞間層と S_3 層は最後まで残っていることが多い。壁の厚い晩材の方が早く攻撃され、早材はかなり後になってから侵される。軟腐朽菌に侵されやすい広葉樹材では、空洞が作られずに内腔の方から $S_3 \rightarrow S_2$ へとえぐり取って行くような攻撃が起こることがあり、これを erosion と称している。cavity も erosion も菌糸と近接しており、この点は白色腐朽菌と似ている。

三腐朽型の細胞壁の攻撃の様相をまとめると図9³⁰⁾のようになる。

2. 細菌類による木材の腐朽

細菌と木材の関係は、水中貯木の際にある種の細菌により壁孔の破壊が起り、そのため薬液の浸透性が若干高められること、また出土材から多数の細菌が検出され、内腔の細菌の周囲にわずかな erosion が生じ

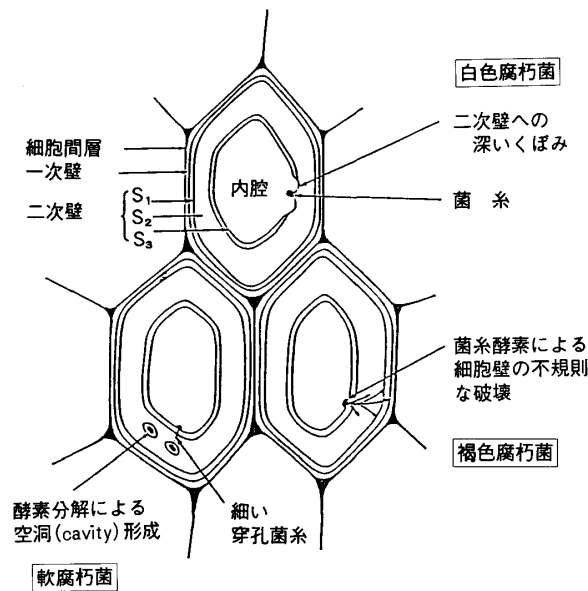


図9 各腐朽型の細胞壁侵害様式³⁰⁾

ていることなどが確認されていたが³¹⁾，木材保存分野ではあまり重要視されていなかった。近年北欧，オーストラリア，ニュージーランドで CCA 処理針葉樹材（電柱やブドウ，キウイ栽培の支柱）が予想外に早く劣化する事例が頻発し，真菌類による劣化だけでなく，細菌が原因となっている場合もかなり多いことが明らかになって来た³²⁾。しかしある種の放線菌を除いて，これら木材腐朽細菌類の純粋培養は成功していないため，単独の菌を用いて室内で人工的に劣化を再現し，個々の特性を明らかにする段階には達していない。木材細胞壁の破壊様相から次の三型に区分されている。

1) Tunnelling bacteria

攻撃は仮道管細胞壁に起こる。当初一個の細菌細胞の周囲に，ダイヤモンド型の小さな cavity が形成さ

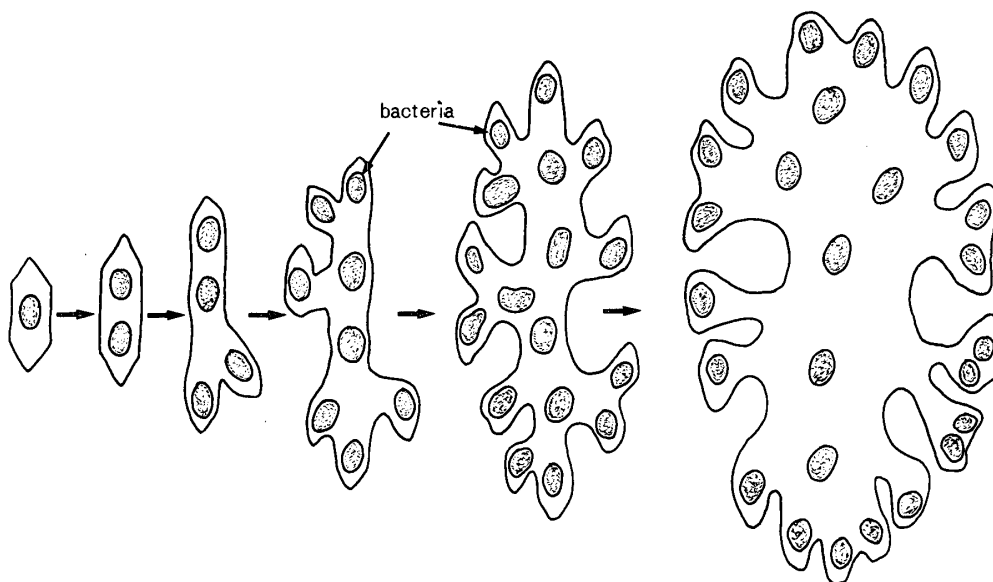


図10 Tunnelling bacteria による細胞壁内のトンネル形成³³⁾

れる。Cavity の長軸はセルロースマイクロフィブリルに平行である。Cavity 内で細胞分裂が起り、増殖した個々の細菌が周囲に cavity を作って行くので、細胞壁内には複雑に分岐したトンネルが形成され(図10)³³⁾、遂には崩壊して粒状になる。このような段階になると他の劣化型との識別は困難である。

2) Cavitation bacteria

Tunnelling bacteria と同様に攻撃は仮道管壁に起り、初めはダイヤモンド型の cavity が作られる。しかし cavity の長軸は仮道管の長軸と直交しており(図11)³⁴⁾、tunnelling bacteria と明確に区別できる。

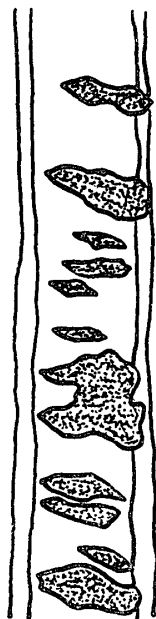


図11 Cavitation bacteria による細胞壁の侵害³⁴⁾

Cavity は大きくなり、他の cavity と癒着して複雑な形状を呈する。この型の他の特徴は、放射組織から仮道管壁孔縁に及ぶ広範囲の攻撃により、細長い角ばった cavity が形成されることである。

3) Eroding bacteria

二つの型が記録されている。一つは仮道管壁に縞状の亀裂を生ずるもので、初期には容易に識別が可能である。もう一つは壁孔縁の広範囲の破壊とともに仮道管壁に僅かではあるが規則的な erosion を起こすもので、この章のはじめに述べたものと同じである。

ニュージーランドでの調査では、CCA 処理した果樹支柱にはこれまで述べて来た腐朽型のすべてが発見され、もっとも多いのが軟腐朽で、次いで tunnelling bacteria, cavitation bacteria であった³²⁾。細菌類による劣化は木材の表層(約 1 cm まで)に限定されているが、CCA に対する抵抗性がきわめて高い。その機構はまだ不明であるが、真菌類の処理材への侵入を助長している可能性が大きい。

3. 腐朽型と木材保存処理との関連

3-1 防腐剤の作用機作

腐朽菌は菌体外に酵素を分泌して、菌糸と近接した部分や若干離れた部分の細胞壁成分を解重合し、可溶性の低分子化合物にして菌体内に吸収する。防腐剤の作用機作については種々の分類の仕方があるが、(1)薬剤と菌細胞が接触して細胞内の正常な代謝機能が阻害される場合と、(2)薬剤が木材成分の分解に関与する菌体外酵素を不活性化する場合に分けて考えることができる。(1)はさらに、呼吸阻害、細胞機能阻

害（核酸合成阻害），蛋白生合成阻害，ステロール生合成阻害（脂質代謝阻害，細胞膜合成阻害及び機能阻害），細胞壁合成阻害などに細分される³⁵⁾。(2)には酵素阻害剤（たとえばポリフェノール）だけでなく，アセチル化などによる木材の化学修飾，無機物の細胞壁注入による木材との複合化を含めることができる。(1)の場合は，腐朽菌の侵入が想定される部分，とくに木材表面に薬剤が十分に分布し，菌の活動以前に菌細胞内に浸透するか，菌細胞壁に吸着されなければならない。(2)では腐朽菌の体外酵素の作用する場所に，薬剤及び化学処理が適正に行われていなければならない。従来の防腐剤の作用はほとんどが(1)によるもので，(2)のみというものはなく，(1)と(2)を同時に備えたものでも(2)の作用はごく少ないとされている³⁶⁾。(1)の中でも，呼吸阻害作用による防腐剤は抗菌スペクトルが広く，その他の生物に対しても強い毒性を示すものが多い。防腐剤の開発の方向は，安全性への配慮から低毒性のものに進んでいるが，そのため各薬剤の抗菌スペクトルは狭くなり混合利用が必要になる。したがって，各薬剤の作用機作を腐朽型や菌の分類的位置と関連づけ，さらに上述の各腐朽型の木材中での菌糸の挙動を考慮して，適切な薬剤分布が得られるような処理方法を開発しなければならない。一例として現在世界でもっとも多く使用されている CCA 系防腐剤の配合や処理法と処理効果との関連について，Pizzi の報告³⁷⁾を紹介する。

(1) CCA の加圧注入処理はふつう常温で行われている。しかし数分～数時間の範囲では，処理温度の上昇にともない CCA の木材への固着速度が増大する。したがって，適度の加温により処理時間の短縮または処理液の濃度低減が可能である。

(2) 木材中のホロセルロースとリグニンに対する，クロム及びクロムと反応した銅ならびにヒ素化合物の固着比率は，20℃では35%（ホロセルロース）：65%（リグニン）であるが，処理温度の上昇にともないホロセルロース側に移行し，80℃では50%：50%になる。

(3) CCA のリグニンとホロセルロースへの固着比率と木材保存性能との関連はまだ明確にされていない。しかし木材中のホロセルロースを主として分解する褐色腐朽菌に対しては，処理温度を上げてホロセルロースへの固着比率を大きくすれば高い保存性能が得られる可能性がある。ホロセルロースとリグニンの双方を分解する白色腐朽菌についても，保存性能が最大になる固着比率（処理温度）を検討する必要がある。

(4) 処理液の初発 pH が2.4以下では CCA の固着比率がホロセルロース側に，2.4以上ではリグニン側に大きく傾斜する。処理液濃度の上昇は pH の低下をもたらすが，濃度が大きく変化しても pH はあまり変化しない。したがって，ホロセルロースとリグニンへの CCA の固着比率と保存性能との関連を考慮しながら，処理液の濃度を変えずにアルカリ添加により pH を調整することが経済的に重要な意味を持つ。

(5) CCA はクロム化合物の型により，酸化物系（CrO₃）と塩類系（K₂Cr₂O₇ または Na₂Cr₂O₇）に大別される。酸化物系の方が処理液の pH が低いので，ホロセルロースへの固着比率を高める方が保存性能の上昇につながる場合には，同一モル注入量の比較では塩類系より有利であろう。一方，リグニンへの固着比率の上昇が保存性能を高めると判断される場合は，塩類系 CCA の方が有利であるといえよう。

(6) 一般に針葉樹は広葉樹よりリグニン含有率が高いが，その化学構造についても相違がある。すなわち針葉樹リグニンはフェニルプロパン単位にメトキシル基を1個含むグアヤシルリグニンで構成されており，広葉樹リグニンはメトキシル基を2個含むシリングルリグニンとグアヤシルリグニンから成る。モデル化合物を用いた研究から，CCA 中のクロムと銅はグアヤシルリグニンに固着されやすく，固着後もより安定であることが明らかにされた。シリングルリグニンを多く含む広葉樹材が，CCA で処理しても軟腐朽菌による劣化を受けやすいのは，このようなリグニンへの固着率の差による可能性がある。

3-2 腐朽菌の防腐剤に対する抵抗性

薬剤の菌生育及び腐朽阻止濃度は，菌の種類により異なることが多い。またキシリゲンアルミ（N-nitros-N-cyclohexylhydroxylamine のアルミニウム塩）のように，オオウズラタケなどの褐色腐朽菌に効力が高くて，カワラタケを含む多くの白色腐朽菌にはきわめて効力の低いものがある（表6）。このような薬剤

表6 キシリゲンアルミ¹⁾の防腐効力値(注入量 1.0 kg/m³, シナ合板)

効力値 ²⁾	木 材 腐 朽 菌
0 ～ 9	コフキササルノコシカケ、カワラタケ、スエヒロタケ、ツリガネタケ、カイガラタケ、アラゲカワキタケ、アラゲカワラタケ、ムカシオオミダレアミタケ、アミスギタケ、ヒラタケ、ウスバタケ
10 ～ 19	エゴノキタケ、チャカイガラタケ、シハイタケ
20 ～ 39	ヒラタケ、シイタケ、クジラタケ
40 ～ 59	スルデタケ、マンネンタケ
60 ～ 79	モミジウロコタケ、ヒイロタケ
80 以上	カワウソタケ、マイタケ、カバアナタケ、 ナミダタケ、マスタケ、キチリメンタケ、オオウズラタケ、ワタグサレタケ、カンゾウタケ、ツガサルノコシカケ

1): N-nitroso-N-cyclohexylhydroxylamine のアルミニウム塩

2) : $\frac{W_1 - W_2}{W_1} \times 100$

W_1 ; 無處理試驗體平均重量減少率
 W_2 ; 處理試驗體平均重量減少率

3): 枠内は褐色腐朽菌, 他は白色腐朽菌

抵抗性の相違は菌の毒物代謝機能、薬剤の吸収に関連した菌糸や胞子の細胞壁の微細構造、菌糸周囲に存在する粘液層の機能などと関連させて植物病原菌ではよく研究されているが、木材腐朽菌では少ない。しかし Francis ら³⁸⁾はどの腐朽型の菌糸にも粘液層が存在し、いずれも多糖類であるが、軟腐朽菌のそれはウロン酸側鎖を備えていることを明らかにした。この粘液層の機能は体外酵素の保持、細胞内外の浸透圧の調整、金属イオンの吸着による毒物からの細胞の防衛であると考えられている^{39,38)}。軟腐朽菌の CCA に対する高い抵抗性については、銅イオンと反応しやすいウロン酸側鎖を持つ上述の多糖類との関係が示唆されている³⁸⁾。

一般に軟腐朽菌，変色菌，表面汚染菌は褐色腐朽菌や白色腐朽菌より高い薬剤抵抗性を示すことが多い。木材腐朽担子菌の中で防腐剤に比較的高い抵抗性を持つものを表7に示した³⁶⁾。この表やその他のデータから，褐色腐朽菌は無機系防腐剤，白色腐朽菌は油溶性（有機物）防腐剤に強い傾向があるように見受けられるが，まだ調査種類が少なく今後の検討課題である。

先に述べた tunnelling bacteria は軟腐朽菌よりさらに CCA に対する抵抗性が高い。Daniel ら³⁹⁾は 24.7 kg/m³ もの CCA を注入しても劣化したラジアタマツについて、細胞壁やバクテリア細胞内のクロム、銅、ヒ素の相対的な分布量を TEM/EDXA で調べた(表 8)。バクテリアの侵害により作られたトンネルや劣化していない部分には、クロムとヒ素が銅より多く検出され、これらは CCA 本来の元素比とほぼ一致している。しかしバクテリア細胞では銅に対するクロムとヒ素の比率がきわめて低く、銅がバクテリア細胞に選択的に吸着・吸収されていることを示唆している。

このような薬剤抵抗性は、それぞれの菌に特定の毒物代謝能力が備わっているためと思われるが、実際には耐性 (tolerance) と解毒 (detoxification) を区別する必要がある。Belford ら⁴⁰⁾は、防腐剤として汎用されている TBTO (tributyltin oxide) に高い抵抗性のある 4 種の菌—カワラタケ (白色腐朽菌)、イドタケ (褐色腐朽菌)、*Phialophora fastigiata* (軟腐朽菌)、*Aurcobasidium pullulans* (変色菌)—を TBTO 混入培地で培養し、培養ろ液を TBTO に感受性の高い *Bacillus subtilis* var. *niger* に与えて解毒活性を比較した。その結果もっとも解毒活性の高かったのはカワラタケで、イドタケがこれに次ぎ、*P. fastigiata* と *A. pullulans* は耐性が高くても解毒力は弱いことが示された (表 9)。彼等はこの 4 種の菌の TBTO 無添

高橋：木材の腐朽型，その木材保存処理への活用

表7 防腐剤に抵抗性の高い木材腐朽担子菌³⁶⁾

防 腐 剤	腐 朽 菌 (腐 朽 型)*
Creosote	<i>Lentinus lepideus</i> (B) <i>Polystictus tulipiferae</i> (W) <i>Poria radiculosa</i>
Pentachlorophenol	<i>Fomes applanatus</i> (W) <i>Fomes subroseus</i> (B) <i>Lenzites trabea</i> (B) <i>Polystictus tulipiferae</i> (W) <i>Polystictus versicolor</i> (W)
Copper naphthenate	<i>Fomes subroseus</i> (B) <i>Polystictus tulipiferae</i> (W) <i>Poria cocos</i> (B) <i>Poria incrassata</i> (B) <i>Poria monticola</i> (B) <i>Poria vaillantii</i> (B) <i>Poria xantha</i> (B)
Tributyltin oxide	<i>Polystictus versicolor</i> (W)
Copper-8-quinolinolate	<i>Polystictus adustus</i> (W) <i>Polystictus tulipiferae</i> (W) <i>Poria xantha</i> (B)
Copper or acid copper chromate	<i>Coniophora puteana</i> (B) <i>Daedalea quercina</i> (B) <i>Polystictus tulipiferae</i> (W) <i>Poria incrassata</i> (B) <i>Poria monticola</i> (B) <i>Poria vaillantii</i> (B)
Arsenate	<i>Lenzites trabea</i> (B) <i>Poria vaillantii</i> (B)
Copper-chromiumarsenate	<i>Poria incrassata</i> (B) <i>Poria vaillantii</i> (B)
Zinc or chromated zinc chloride	<i>Coniophora puteana</i> (B) <i>Daedalea quercina</i> (B) <i>Fomes subroseus</i> (B) <i>Lenzites trabea</i> (B) <i>Polystictus tulipiferae</i> (W) <i>Poria incrassata</i> (B) <i>Poria monticola</i> (B) <i>Poria vaillantii</i> (B)
Fluoride	<i>Lenzites trabea</i> (B)
Fluor-chromium arsenate-dinitrophenol	<i>Fomes subroseus</i> (B) <i>Lenzites trabea</i> (B)

* B : 褐色腐朽菌 W : 白色腐朽菌

表8 CCA 処理木材*およびトンネルバクテリア細胞内の
Cu, Cr, As の分布 (TEM/EDXA)³⁹⁾

分 析 場 所	Cu カウント	元 素 比		
		Cu	Cr	As
S ₂ 層のトンネル内に存在する バクテリア細胞	1 0 1 5	1.00	0.15	0.16
	1 0 8 7	1.00	0.05	0.63
	2 3 3 2	1.00	0.04	0.03
	1 7 1 4	1.00	0.15	0.15
トンネル壁 (側 面)	2 4 7 5	1.00	5.29	3.42
	3 5 2 9	1.00	1.49	1.39
トンネル壁 (断 面)	1 8 9 9	1.00	2.16	1.94
	1 2 7 2	1.00	2.38	1.81
S ₂ 層	1 0 6 7	1.00	2.75	2.49
	8 2 4	1.00	2.92	1.62
細胞間層	2 7 6 8	1.00	3.11	1.90
内腔内沈澱物	7 5 5 1	1.00	2.22	2.05

* ラジアタマツ (Tanalith NCA 24.7 kg/m² 注入)

表9 TBTO の解毒度⁴⁰⁾

供 試 菌	TBTO ¹⁾ (ppm)	解 毒 度 ²⁾		
		2 日	10日	30日
カワラタケ	2.5	58	100	100
	5.0	38	90	100
イ ド タ ケ	2.5	12	60	100
	5.0	31	49	97
<i>A. pullulans</i>	2.5	0	22	94
	5.0	27	47	97
<i>P. fastigiata</i>	2.5	8	8	99
	5.0	30	28	79

カワラタケ : *Coriolus versicolor* (白色腐朽菌)

イドタケ : *Coniophora puteana* (褐色腐朽菌)

A. pullulans : *Aureobasidium pullulans* (変色菌)

P. fastigiata : *Phialophora fastigiata* (軟腐朽菌)

¹⁾ : tributyltin oxide

²⁾ : *Bacillus subtilis* var. *niger* 胞子を混入した寒天平面培地の各所に径 1cm の穴をあけ、各供試菌の TBTO 混入培地の 2, 10, 30日静置培養より得た培養ろ液を分注、24時間後の生育阻止円の直径をコントロールと比較して解毒度を算出する。

加培地からの培養ろ液に KTBA を加えると，カワラタケではエチレンが多く発生するがイドタケでは少なく，他の 2 菌ではほとんど検出されないこと，フリーラジカル捕獲剤のチオ尿素を加えるとエチレンが発生しないこと，前述の Fenton 試薬にも TBTO, TBTN (tributyltinnaphtherate), TBTE (tributyltin-
etanosulphonate) の解毒活性が若干認められたことから，有機錫化合物の解毒には，水酸化ラジカルまたはパーオキシダーゼが関与しているのではないかと述べている。島田¹³⁾は微生物によるリグニンの分解は，
xenobiotic metabolism (薬物代謝) の側面を持つと述べているが，腐朽型による薬剤抵抗性の相違もリグ
ニン分解との関連で検討する必要がある。

アセチル化により木材の耐腐朽性が上昇することが明らかにされている⁴¹⁾。しかし褐色腐朽菌と白色腐朽
菌の比較では，前者の方がややアセチル化抵抗性が高いようである⁴²⁾。木材のアセチル化処理においては，
リグニンのアセチル化率がホロセルロースよりはるかに高くなることが確認されており⁴³⁾，リグニンに邪魔
されずにホロセルロースを分解できる褐色腐朽菌は白色腐朽菌よりアセチル化の影響を受けにくいのかもし
れない。CCA のところでも述べたように，木材中に導入された化合物の反応比率がリグニンとホロセルロ
ースで大きく異なると，腐朽型により処理木材の保存性能が異なってくる可能性がある。各腐朽型の木材侵
害機構とミクロなレベルの木材内の薬剤分布を関連させて，効率のよい処理方法を確立しなければならな
い。

お わ り に

防腐剤においては，防腐効力と化学構造との関連により，より効力の高い化合物を合成しようとする方面
に関心が集中しているが，作用機構の解明により，対象となる劣化微生物にのみ有効な化合物を開発する方
向も重要である。そのためには腐朽菌の生理生態的特徴を明らかにし，腐朽型や分類的位置との関連につい
ても検討する必要がある。TBTO の例にあるように，腐朽菌の薬剤抵抗性がリグニン分解力と関連してい
るようなケースがその他の薬剤でも認められるであろう。また褐色腐朽菌の特異な木材劣化機構の解明は，
同菌が建築材に多く見出されるためとくに重要である。同時にそれは菌類の系統進化の道筋を探り，バイオ
テクノロジーの発展にも寄与するであろう。

文 献

- 1) 川上日出国：防菌防黴学会誌，**9**，509 (1981)
- 2) SEIFERT, K.: Holz und Organismen, **1**, 103, suppl. Material und Organismen, (1965)
- 3) COWLING, E.B.: 同上，91 (1965)
- 4) 石原光朗：京都大学農学博士学位論文，86 (1986)
- 5) NILSSON, T.: Material und Organismen, **9**, 173 (1974)
- 6) HIGHLEY, T.L., MURMANIS, L. and PALMER, J.G.: Holzforschung, **37**, 271 (1983)
- 7) KOENIGS, J.W.: Wood and Fiber, **6**, 66 (1974)
- 8) 同上：Arch. Microbiol., **99**, 129 (1974)
- 9) ENOKI, E., TAKAHASHI, M., TANAKA, H. and FUSE, G.: Mokuzai Gakkaishi, **31**, 397 (1985)
- 10) JÜLICH, W.: Higher Taxa of Basidiomycetes, Strauss & Cramer GmbH, Vaduz (W. Germa-
ny), 485pp, (1981)
- 11) SINGER, R.: Lilloa, **22**, 1 (1951)
- 12) 榎 章郎：木材研究・資料，No. 16, 1 (1981)
- 13) 島田幹夫：木材研究・資料，No. 17, 21 (1983)
- 14) SHIMADA, M. and GOLD, M.H.: Arch. Microbiol., **134**, 299 (1983)
- 15) ENOKI, A. and TAKAHASHI, M.: Recent Advances in Lignin Biodegradation Research, 119,
ed. Higuchi, T., Chang, H.-m. and Kirk, T.K., Uni Publishers, Tokyo (1983)
- 16) 榎 章郎，田中裕美，布施五郎：第36回日本木材学会大会研究発表要旨集，303 (1986)
- 17) 島蘭平雄，田窪健次郎：林試研報，**53**, 117 (1952)

- 18) FORNEY, L.J., REDDY, C.A., TIEN, M. and AUST, S.D.: J. Biol. Chem., **257**, 11455 (1982)
- 19) FAISON, B.D. and KIRK, T.K.: Appl. Environ. Microbiol., **46**, 1140 (1983)
- 20) KELLEY, R.L. and REDDY, C.A.: Biochem. J.: **206**, 423 (1982)
- 21) KUTSUKI, H. and GOLD, M.H.: Biochem. Biophys. Res. Commun., **109**, 320 (1982)
- 22) TANAKA, H., ENOKI, A. and FUSE, G.: Mokuzai Gakkaishi, **32**, 125 (1986)
- 23) NILSSON, T.: Intern. Res. Group. Wood Preserv. Document No. IRG/WP/1185 (1983)
- 24) TAKAHASHI, M.: Wood Research, No. 61, 1 (1976)
- 25) TAI, D., TERASAWA, M., CHEN, G.-L., CHANG, H.-m. and KIRK, T.K. : Recent Advances in Lignin Biodegradation, 44 (1983)
- 26) NILSSON, T.: Intern. Res. Group. Wood Preserv. Document No. IRG/WP/1265 (1985)
- 27) NILSSON, T.: Studia Forestalia Suecica, No. 104, 40pp. (1974)
- 28) Nilsson, T.: 同上, No. 114, 62pp. (1974)
- 29) BRAVERY, A.: Holz und Organismen, **3**, suppl. Material und Organismen, 331 (1976)
- 30) MONTGOMERY, R.A.P.: Decomposer basidiomycetes, their biology and ecology, 51, ed. Frankland, J.C., Hedger, J.N. and Swift, M.J., Cambridge Univ. Press, London (1979)
- 31) LEVY, J.H. : Biological Transformation of Wood by Microorganisms, 64, ed. Liese, W., Springer-Verlag, Berlin (1975)
- 32) NILSSON, T.: Intern. Res. Group Wood Preserv. Document No. IRG/WP/1234 (1984)
- 33) 同上 : 同上, IRG/WP/1186 (1983)
- 34) 同上 : 同上, IRG/WP/1235 (1984)
- 35) 石崎 寛 : 農薬デザインと開発指針一, 169, 編集 山本 出, 深見順一, ソフトサイエンス社 (1979)
- 36) LEVI, M.P.: Wood Deterioration and Its Prevention by Preservative Treatments **I**, 198, ed. Nicholas, D.D., Syracuse Univ. Press, New York (1973)
- 37) PIZZI, A.: Wood Science Technol. **17**, 303 (1983)
- 38) FRANCIS, D.M. and LEIGHTLEY, L.E.: Intern. Res. Group Wood Preserv. Document No. IRG/WP/1180 (1983)
- 39) DANIEL, G. and NILSSON, T.: 同上, IRG/WP/1260 (1985)
- 40) BELFORD, P.S. and DICKINSON, D.J.: 同上, IRG/WP/1258 (1985)
- 41) 西本孝一, 今村祐嗣 : 木材工業, **40**, 414 (1985)
- 42) 高橋旨象 : 第36回日本木材学会大会研究発表要旨集, 25 (1986)
- 43) ROWELL, R.M.: Wood Science, **15**, 172 (1982)