

木材形成の化学*

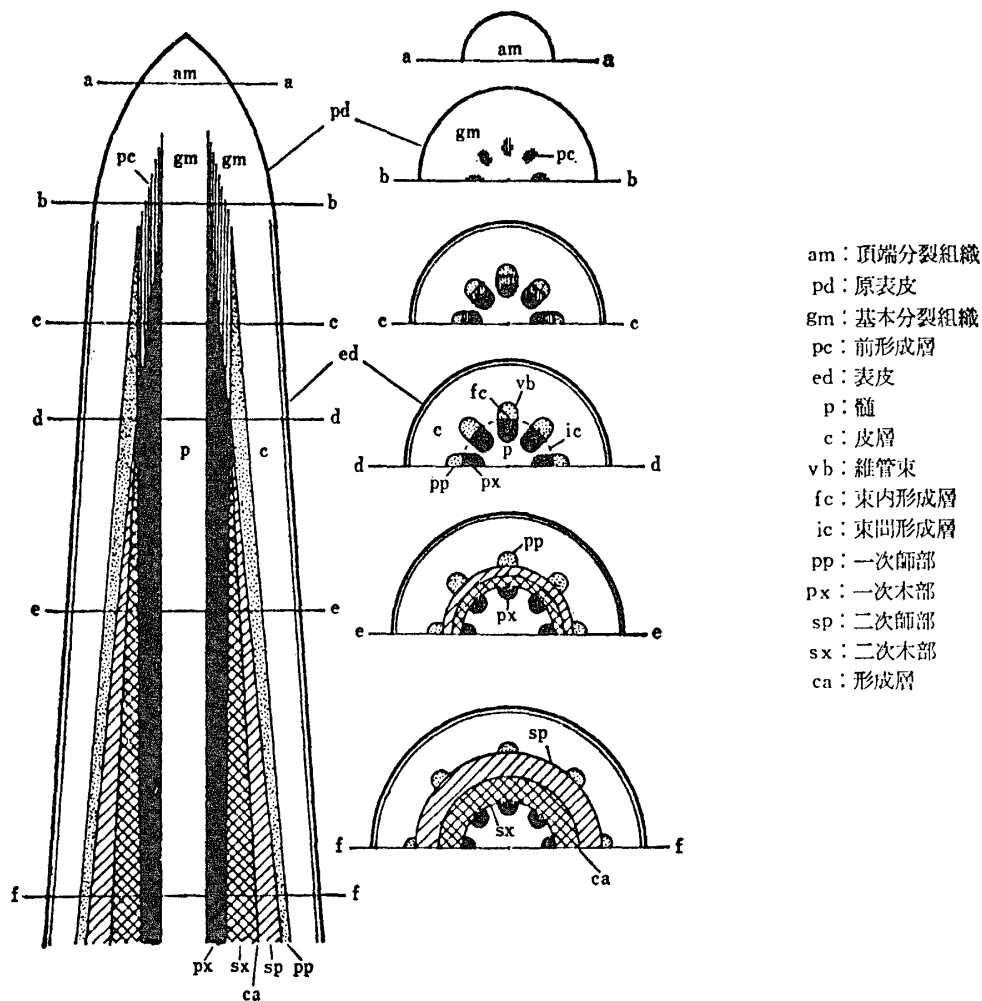
樋口 隆 昌**

Chemistry of Wood Formation

Takayoshi HIGUCHI

はじめに

成熟した樹木は樹皮、木部、髄からなり、木部と樹皮の間には分裂組織としての形成層がある。形成層は



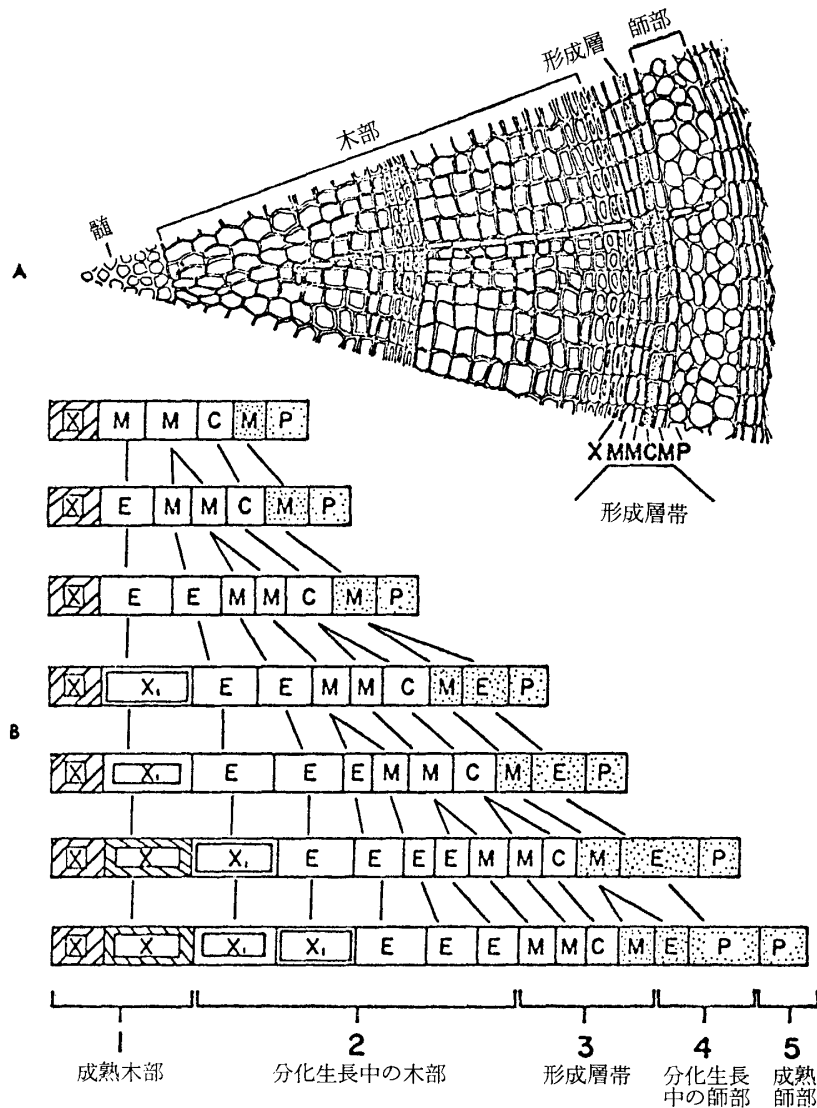
第1図 樹幹先端部の組織発達模式図¹⁾

* 第32回木研公開講演会（大阪，1975，5，20）において講演
** リグニン化学部門 (Division of Lignin Chemistry)

樋口：木材形成の化学

樹幹先端の生長点から少し下の部分にある前形成層から導かれ、前形成層は幹の横断面において同心円状に並んでおり、幹の生長に伴って内側と外側から次第に永久組織化して維管束 (vascular bundle) になる。これらの維管束は中央で内外2つの部分に区分され、その境界には分裂機能をもち続けた極めてわずかな層の細胞列があり、これを束内形成層 (fascicular cambium) と呼んでいる。束内形成層の内側が一次木部で、外側が一次師部である。肥大生長をおこなう樹木では束内形成層が接線面分裂をおこなって内側に木部細胞を、外側に師部細胞をつくりだす機能をもつようになり、またこれと平行して隣どうしの束内形成層をつなぐように維管束間の基本組織中に束間形成層 (interfascicular cambium) と呼ばれる層ができ、完全に連続して髄および一次木部を環状に包囲する維管束形成層 (vascular cambium)、通常形成層と呼ばれる二次分裂組織が完成する¹⁾ (第1図)。

この形成層の環は内側に木部細胞を分裂しつつ自分自身はその円周をひろげながら外方に押し出されてゆ



第2図 3年生アカマツ樹幹横断面と形成層細胞の分裂様式

C : 形成層始原細胞 M(Cの左) : 木部母細胞
M(Cの右) : 師部母細胞 X : 成熟木部細胞
P : 成熟師部細胞 E : 生長細胞

き、外側には師部の細胞を分裂してゆく。このように環状の形成層から新たに分裂してできた木部および師部がそれぞれ二次木部および二次師部で、第2図はこのようにして形成された3年生アカマツの横断面と、形成層細胞の分裂様式を模式的に示したものである²⁾。形成層はその樹木の一生を通じて分裂を続けながら、二次木部は次第に蓄積されて太くなり、林産工業で利用される木材を生産することになる。

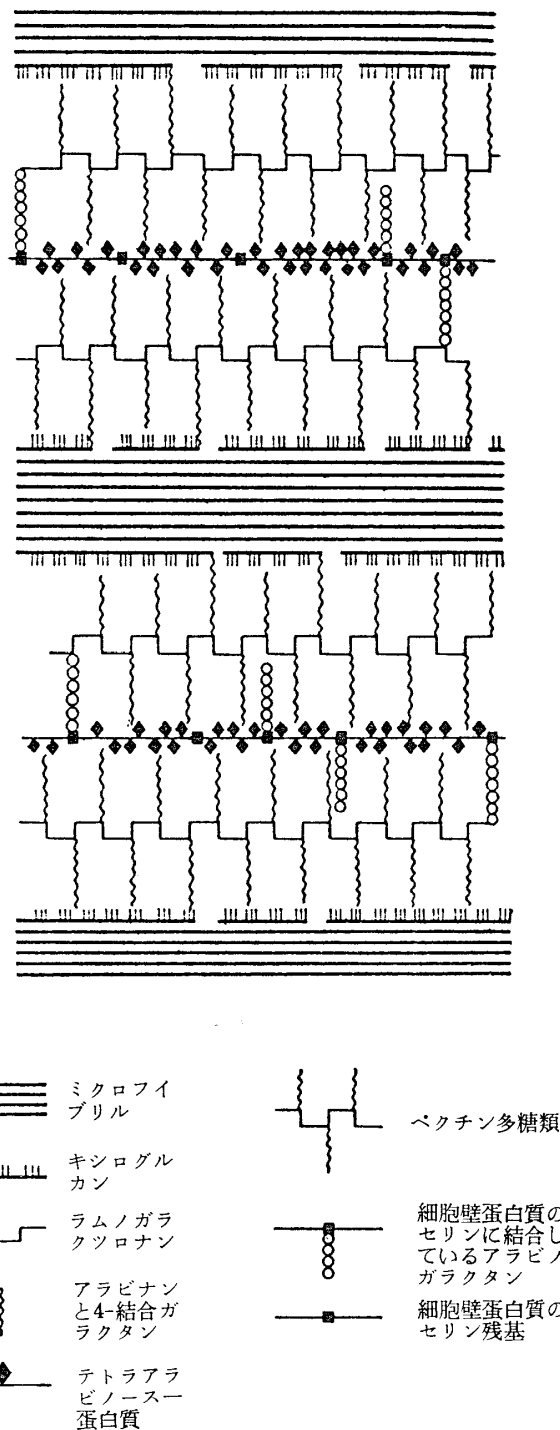
I 多糖類およびリグニンの細胞壁での存在状態

最近 ALBERSHEIM ら³⁾ はシカモアカエデ (*Acer pseudoplatanus*) の培養細胞をホモゲナイズし、種々の酵素処理などによって細胞壁を分離してその糖組成を分析し、グルコース [4.2%, セルロースを構成するグルコース (24%) 以外のもの], ガラクトース (14.5%), アラビノース (28.2%), ガラクツロン酸 (13.2%), キシロース (10.2%), ラムノース, フコース (ともに少量), マンノース (こん跡) から成っていることを明らかにするとともに、シカモアカエデの一次細胞壁を構成する多糖類として、セルロースのほかにキシログルカン, アラビノガラクトタン, ラムノガラクトツロナンを分離し、それぞれの構造を解明している。

ALBERSHEIM らによればこれらの多糖類は細胞壁中において第3図に示したように配列しているという。

すなわち、キシログルカンが水素結合でセルロースミクロフィブリルに結合し、キシログルカンのもう一方の末端はラムノガラクトツロナンにガラクトタン側鎖を介してつながる。ラムノガラクトツロナンは 3, 6-結合のアラビノガラクトタンを介して細胞壁タンパク質のセリン残基と結合している。こうしてセルロースミクロフィブリルはペクチン多糖類、ヘミセルロースを介して互いに結合することになる。水素結合はキシログルカンとセルロースミクロフィブリルの間にだけ認められ、この結合はオーキシン処理などによる細胞壁の酸性化で切断されることにより、セルロースミクロフィブリル間のずれが起こり易くなるとしている⁴⁾。

細胞壁の同様な構造は他のいくつかの植物でも確認されているので、植物細胞の一次壁

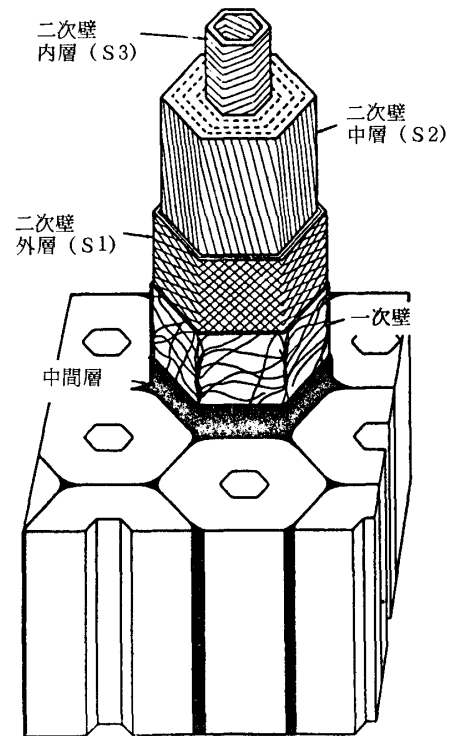


第3図 一次壁のモデル³⁾

におけるセルロース、ヘミセルロースとタンパク質の関係は基本的にはシカモアカエデの場合と同じであろうと推定されている。

一方、針葉樹および広葉樹木部を構成する仮道管、道管、木繊維などでは、細胞が十分に生長すると、一次壁の内部にミクロフィブリルが密に一定方向に並んで沈着した二次壁が形成され、細胞壁を強化し、細胞どうしを接着するために、リグニンが沈着してくる。また二次壁はセルロースミクロフィブリルの配列方向の相違から、一般に外層(S₁)、中層(S₂)、内層(S₃)に区別されている(第4図)⁵⁾。

二次壁形成中にもヘミセルロース(針葉樹ではグルコマンナン、広葉樹ではグルクロノキシラン)が増大するので、これらの多糖類と二次壁を構成するミクロフィブリルとの間に、一次壁でみられたような相互関係が考えられるが、二次壁の場合には一次壁に比べて一般にミクロフィブリルがち密に沈着しているので、少なくとも結晶領域ではヘミセルロース、リグニンがセルロースと結合している可能性は少ないと考えられる。しかし非結晶領域ではヘミセルロース、リグニンのようなマトリックス物質が沈積し、ヘミセルロースとセルロース間には一次壁の場合と同じような水素結合があり、またリグニンとヘミセルロースとタンパク質は化学結合している可能性が大きい⁶⁾。



第4図 木繊維の細胞壁モデル⁵⁾

II 一次壁の形成

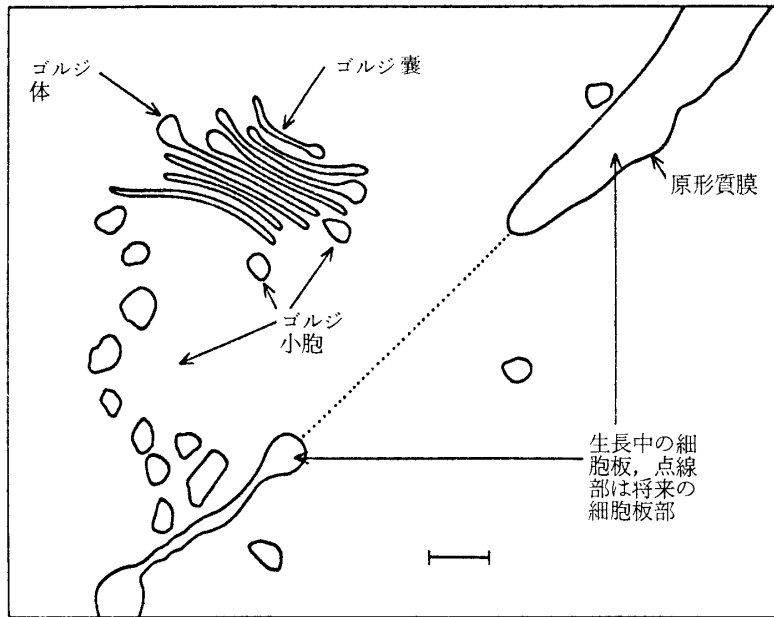
形成層細胞の分裂に伴って新生細胞間に細胞板 (cell plate) が形成されるが、一般にその部分にはゴルジ体 (Golgi body) の増殖が認められる。ゴルジ体は扁平な嚢 (Golgi cisternae) と小球状の小胞 (Golgi vesicle) および大形の液胞 (Golgi vacuole) からなり、四酸化オスミウムで染色することができる。

細胞壁の新生に先だって Golgi cisternae が出来、切断して小胞が生じ、小胞は微細小管 (microtubule) —細胞壁ミクロフィブリルの配列方向と常に平行して存在し、ミクロフィブリルの配列方向の決定と関連があると考えられている—に誘導されて細胞板部に集ることが知られている(第5図)⁷⁾。

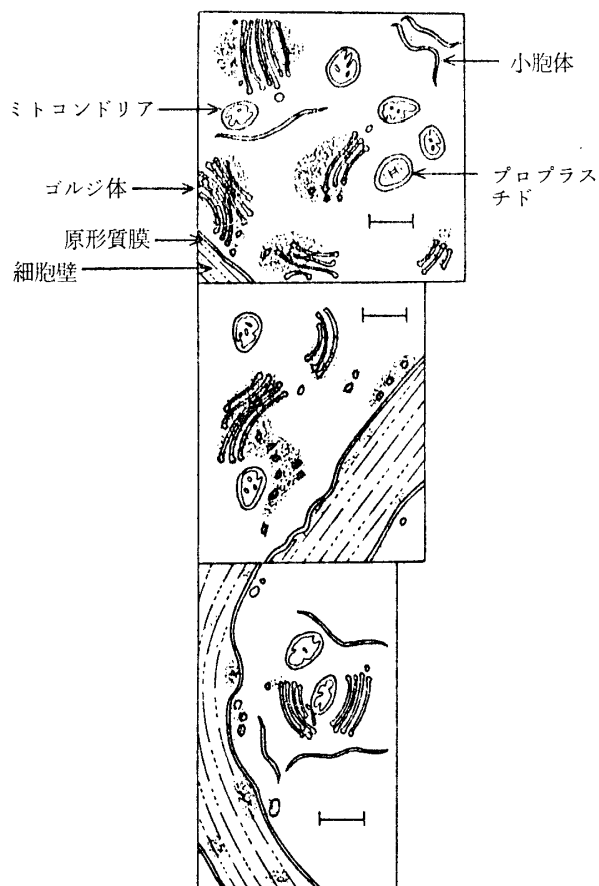
新生したての若い細胞壁は酸性ペクチン(主としてラムノガラクトuronan)を高濃度に含んでいるが、細胞板もほとんどラムノガラクトuronanから構成されていると言われている。

成熟細胞の中間膜になる細胞板の形成について一次壁が形成されるが、一次壁の化学組成は次の4つの点で中間膜のそれと異っている。

- 一次壁に沈着したペクチンは細胞板のラムノガラクトuronanよりも酸性が一層少なく、主としてアラビナン、ガラクトン、アラビノガラクトンからなっている。また中性ペクチンの酸性ペクチンに対する比は一次壁形成が進行するにつれて増大する。
- ペクチン以外のヘミセルロース、キシログルカンとともにグルコマンナン(針葉樹)、グルクロノキシラン(広葉樹)も沈着し始める。
- 一次壁の成熟に伴ってセルロースミクロフィブリルの沈着が増大する。
- 一次壁の形成がほぼ完了し、細胞の生長速度が減少した時、ヒドロキシプロリンーリッチ(全アミノ酸残基の20~30%に達する)の特殊な構造タンパク質の沈着が増大する。このタンパク質の機能については不



第5図 細胞板形成におけるゴルジ体の機能⁷⁾。スケール, 200 nm



a. ^{14}C -グルコース溶液中に10分つけたもの (ゴルジ体に ^{14}C がとりこまれている) (黒点の部分)

b. ^{14}C -グルコース溶液中に10分, ついで非放射性グルコース溶液中に10分つけたもの (^{14}C のとりこみがゴルジ小胞に移動している)

c. ^{14}C -グルコース溶液中に10分, ついで非放射性グルコース溶液に30分つけたもの (ゴルジ体・小胞には ^{14}C がなく細胞壁に認められる)

第6図 小麦根における ^{14}C グルコースの細胞壁多糖類へのとりこみ⁸⁾。スケール, 1.0 μm

明であるが、細胞壁の生長の停止と関連があるものと推定されている。

ゴルジ小胞の活動は一次壁形成時も活発で、壁形成部の原形質膜近くに集まり、同膜と融合してその内容物を生長しつつある細胞壁中および壁上に放出する⁷⁾。

NORTHCOTE ら⁸⁾は小麦の根端を短時間放射性グルコース溶液につけてから非放射性グルコース溶液に移し、この間定期的に根端切片を作成して細胞板および細胞壁中へのグルコースのとりこみを高分解能オートラジオグラフィーで調べたところ、第6図に示すように数分間放射性グルコース中につけてただけで放射能はゴルジ体の cisternae 中に検出され、さらに根を非放射性グルコース溶液中に移した場合には初期には放射能はゴルジ小胞で検出されるが、時間の経過に伴って放射能はゴルジ小胞から細胞質を横切って転移され、最後には細胞壁中に見出されることを明らかにしている。この事はゴルジ体が細胞壁多糖類を合成することを示す明確な証拠であり、形成された放射性多糖類は分析の結果、ペクチンおよびヘミセルロース系の単糖類であることが確認された。

さらに彼らは⁹⁾エンドウの根から分離したゴルジ体が放射性グルコースを *in vitro* でペクチンおよびヘミセルロースにとりこむことを明らかにしている。この結果はゴルジ体中には単糖類の重合ばかりでなく、単糖間の相互転換を触媒する酵素が含まれていることを示している。しかしゴルジ体がセルロースを合成することを示すデータは *in vivo* でも *in vitro* でも今回まで得られていない。現在、セルロースは原形質膜上の顆粒で合成されるものと推定されている¹⁰⁾。

なお、一次壁に含まれるヒドロキシプロリンーリッチの構造タンパク質はリボゾーム上で合成されるが、細胞壁にとりこまれる前に、ゴルジ体中にとりこまれ、鎖状のテトラアラビノース単位と結合し、このタンパク質—アラビノース複合体（ヒドロキシプロリン残基を通してタンパク質と結合している）はゴルジ小胞を通して多糖類の場合と同じように細胞壁に運搬される（第3図参照）。

Ⅲ 二次壁の形成

一次壁から二次壁形成への移行は一般に徐々に起こるが、一次壁との間に次の5つの差が認められている⁷⁾。

- a) 二次壁にはペクチンは沈着されない。
- b) 二次壁ではセルロース量の増大に伴ってヘミセルロースの割合が減少するが、その組成も変化し、一次壁に比べてキシログルカンが減少し、グルクロノキシラン（広葉樹）、グルコマンナン（針葉樹）が増大する。
- c) 細胞壁単位重量当りのセルロース量が増大し、ミクロフィブリルの配向は細胞長軸に一層平行してくる（第4図参照）。また、ある植物 (*Gossypium*) ではセルロース分子が大きくなり、一次壁セルロース分子の分子量 $3-4 \times 10^5$ に対し二次壁のそれは 2×10^6 となる。
- d) 二次壁にはヒドロキシプロリンーリッチの構造タンパク質は含まれない。
- e) 二次壁形成中は ^{14}C -グルコースはガラクトロン酸、ガラクトース、アラビノース（いずれもペクチン物質構成単糖類）にはとりこまれず、キシロース、グルクロン酸（二次壁ヘミセルロースの構成単糖類）にとりこまれる。この事は二次壁形成中に細胞のペクチンモノマー合成能が失われるためと考えられ、特にその原因としてグルコース系モノマーのガラクトース系モノマーへの転換を触媒するエピメラーゼ活性が二次壁形成中に低下することが推定されている（第7図）。

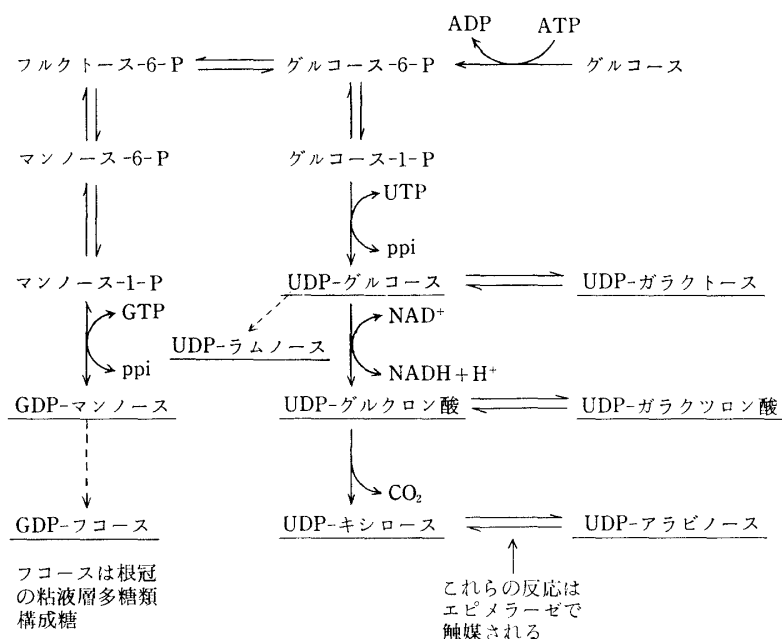
ペクチン以外のヘミセルロースの合成能も二次壁形成中に減少し、ゴルジ体の多糖類合成能、ゴルジ小胞の活性も同様に減少する。一方、対照的に原形質膜顆粒のセルロース合成能は二次壁形成中に著るしく増大する。

NORTHCOTE によると放射性グルコースをエンドウ根端の若い細胞に与えると、主としてゴルジ体で放射

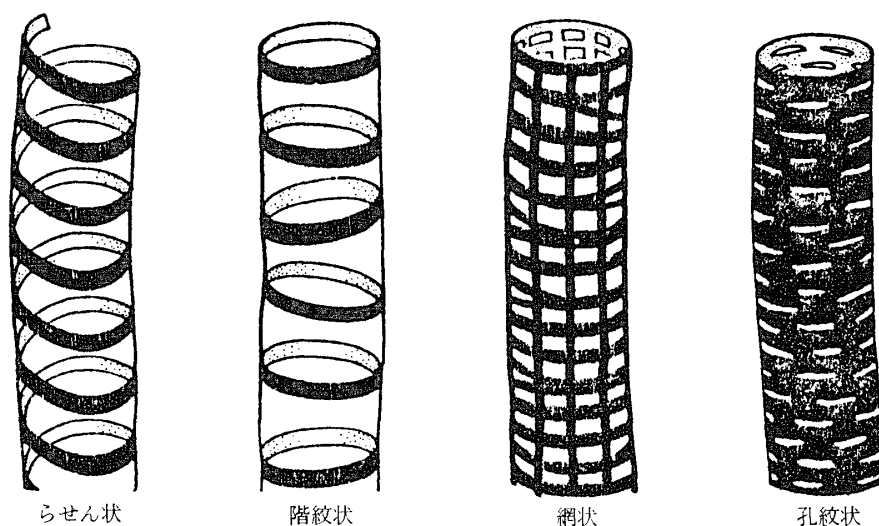
性多糖類の合成が起こるが、成熟した細胞、例えばシカモアカエデの芽生えの茎では主として原形質膜上で多糖類が合成され、合成される多糖類はセルロースである¹¹⁾。

木部道管、特に髄に近い原生木部 (protoxylem) の道管では第 8 図に示すように種々の型の二次肥厚が知られている。細胞壁のこのような部分的肥厚には微細小管と小胞体 (endoplasmic reticulum) の関与が推定されている。すなわち、微細小管は一次壁形成時には細胞壁の全領域で原形質膜に接して配列され、ゴルジ小胞の原形質膜への運搬の役をしているが¹²⁾、一次壁形成の終わった仮道管や道管では微細小管はグループになって配列され、微細小管のないところでは小胞体が原形質膜に接して存在し、この部分は未肥厚にとどまり、残りの部分が肥厚するものと考えられている (第 9 図)。

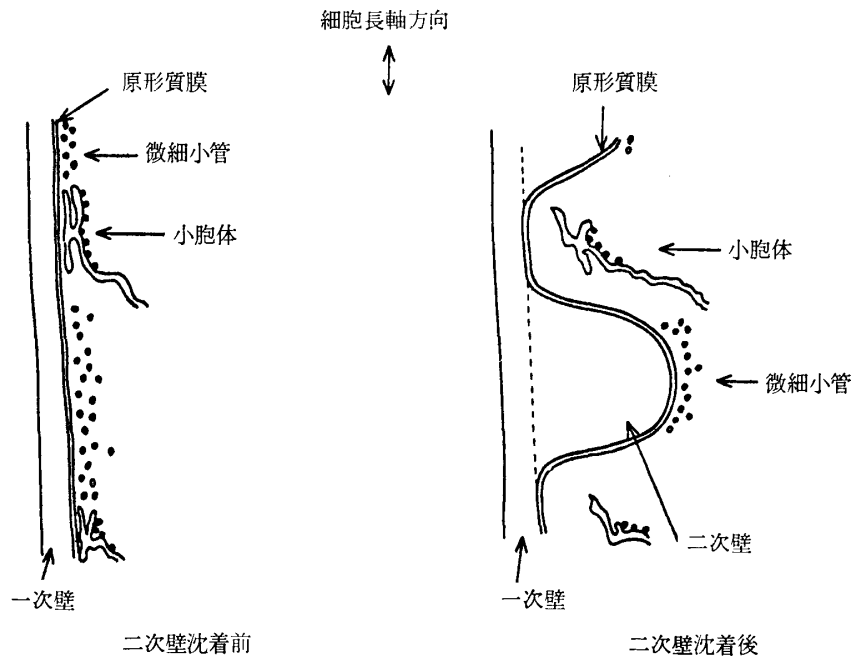
したがって小胞体は原形質膜へのヘミセルロースの沈着を防ぎ、原形質膜上でのセルロースの合成を防いでいるものと推定される。なお同様の機構で道管のエンドウォールも肥厚しないことが認められている。



第 7 図 細胞壁多糖類合成と関連した単糖類の代謝経路



第 8 図 木部道管の肥厚様式



第9図 木部道管肥厚の様式と小胞体の関係

二次壁の多糖類合成が終了するころになると、フェニルアラニンアンモニアラーゼ (PAL) を始めとするリグニンモノマー生成に必要な酵素類 (図中の数字で示してある) が細胞中に合成され、それまでタンパク質の構成アミノ酸として利用されていたL-フェニルアラニンは第10図に示す経路にしたがってコニフェリルアルコールおよびシナピルアルコールとなり、これらのアルコールは細胞壁と結合したペルオキシダーゼによって重合され、一次壁のコーナーから次第に壁全体に亘って木化が進行する。

木化に関係するこれらの酵素類は細胞内器官に局在しているいわゆる multienzyme system として働いている可能性も指摘されているが¹³⁾、なお不明の部分が多く、また木化にゴルジ体が関与するかどうかについても不明である。

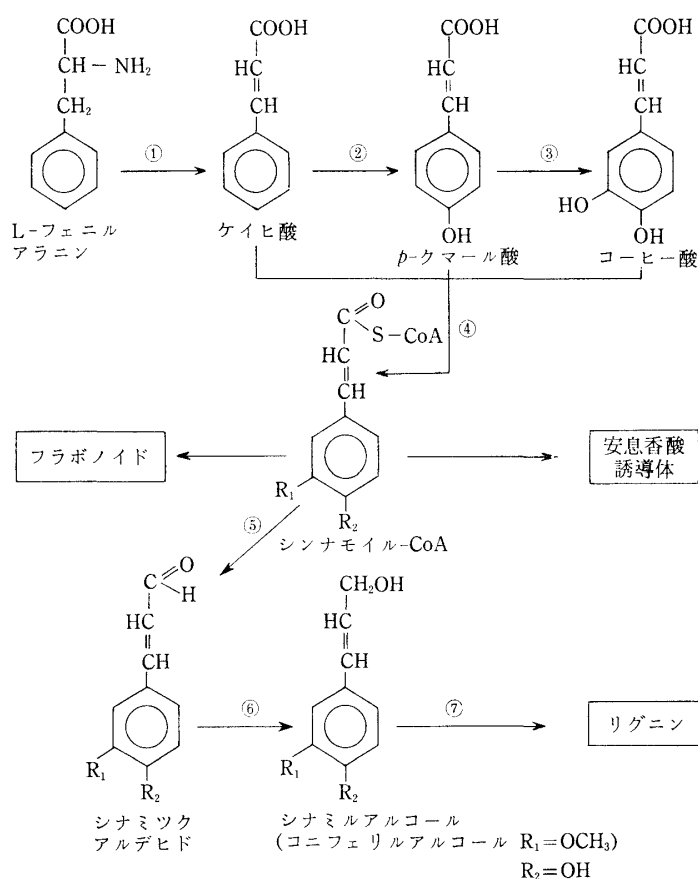
また、道管のエンドウォールは未木化にとどまり、その部分に接した小胞体上のリボゾームによって合成された加水分解酵素により加水分解されて細胞質が放出され、長い連続した管となる。

IV 組織分化の発現

JACOB と MONOD¹⁴⁾ の大腸菌における β -ガラクトシダーゼ活性誘導についての有名な研究以来、真核生物 (eukaryote) における種々の遺伝子の発現は構造遺伝子 (structural gene) およびこれと協同して作用する調節遺伝子 (regulatory gene) の関与によって起こるものと推定され、組織分化の発現に対しても第1表に示すように主として三つの調節作用が知られている。

- a) 転写調節 (transcriptional control) —伝令 RNA の合成頻度を調節する
- b) 翻訳調節 (translational control) —伝令 RNA の翻訳速度を調節することにより遺伝子発現を制御する
- c) 翻訳段階後の調節 (postranslational control) —タンパク質合成後のタンパク質構造の修正などにより組織分化を調節する

現在、これらの調節作用のどれが組織分化に最も重要であるかは不明であるが、ある生長段階での特定の酵素および構造タンパク質が上記 a, b, c のどの段階で起っているかについてはある程度実験的に明らかにすることができる。



第10図 ケイヒ酸経路によるリグニンの形成

例えば、アクチノマイシン D は RNA 合成の阻害剤であるが、スイカの芽生えの生長を完全に阻害する濃度でも子葉中のイソトレトリナーゼおよびマレートシンテターゼの両酵素活性の増大を阻害しない。一方、両酵素活性の増大はタンパク質合成阻害剤であるシクロヘキシミドでは阻害される¹⁵⁾。同様な現象はクロレラの硝酸還元酵素の場合にも認められる¹⁶⁾。以上の事実はこれら酵素の活性増大が伝令 RNA の合成には依存せず、伝令 RNA による遺伝情報転写後のタンパク質合成の段階で調節されていることを示している。一方、エンドウ子葉中の酸性リボスクレアーゼ活性の増大は高濃度のシクロヘキシミドでも阻害されないことが知られており¹⁷⁾、この酵素活性の発現が、タンパク質の合成を伴わない翻訳後の段階で調節されていることが推定される。

今、三つの酵素、A, B, C が生長のある段階で著るしく増大したとする。A と B の活性増大はシクロヘキシミドで阻害され、C の活性増大は阻害されなかったとしよう。さらに A および B の活性増大は密度標識法 (D_2O あるいは $H_2^{18}O$ 中で試料の組織を培養した後酵素標品を調製し、これを塩化セシウム溶液などによる密度勾配遠心法にかけ、コントロールの酵素に対する浮遊密度の増大を測定する) により ^{18}O の酵素中へのとりこみが認められ、C では ^{18}O のとりこみがなく、しかもこれらの酵素の分解速度には変化がなか

第1表 遺伝子発現制御の可能な諸段階

転写調節
転写に対する DNA 鋳型（遺伝子）の有効性
転写の開始（鋳型の認識および RNA ポリメラーゼの鋳型との結合）
転写速度（RNA ポリメラーゼ分子の数および活性度）
転写の終了と伝令 RNA の解放
翻訳調節
伝令 RNA の変化と成熟（翻訳に対する伝令 RNA の有効性）
伝令 RNA の輸送
転移 RNA およびアミノアシル転移 RNA 合成酵素の有効性
リボゾームサブユニットの有効性
開始複合体の形成
開始
ペプチド結合形成および転送
タンパク質合成の終了およびタンパク質の解放
伝令 RNA の継続的有效性（分解に拮抗して）
翻訳後の調節
タンパク質構造の修正（一次、二次、三次、四次構造）
タンパク質の活性化および否活性化
回転率（合成対分解）

ったとする。さらに A 酵素の活性増大はアクチノマイシン D で阻害され、B と C は阻害されない。こういう場合には明らかに C は、タンパク質の修正、活性化など翻訳段階後で制御されており、A および B は *de novo* に合成されていることがわかる。また B の合成は RNA 合成に依存せず、翻訳段階後のタンパク質の合成段階で制御されていることを示している。

A の合成については、若しアクチノマイシン D が RNA 合成のみを特異的に阻害し、A 酵素合成を指令する伝令 RNA の分解速度に変化がないとすると、伝令 RNA の *de novo* 合成に依存し、したがって転変段階で調節されていることが推定される。

現在のところ高等植物における個々の伝令 RNA の合成、その代謝回転および転変に対する各遺伝子の作用などについての知見はほとんど得られていないので、転変段階での調節を証明することは極めて困難である。

しかし一般に植物の細胞質における伝令 RNA は長命であると言われているので、生長段階における特定酵素の急速な消失が起った場合には、主として a) 酵素の分解速度の増大、b) 酵素の不活性化などによるものと推定されている。硝酸還元酵素は硝酸塩の存在下で誘導され、合成と分解のバランスが保たれているが、硝酸塩を除くと急速に活性が消失する。この硝酸還元酵素の消失は組織中に特異的なタンパク質分解酵素が合成されるため、この酵素の合成はシクロヘキシミドによって阻害されるため、シクロヘキシミドの存在下では硝酸還元酵素の消失を防ぐことができる¹⁷⁾。後者の例としては馬鈴薯のインベルターゼが知られており、馬鈴薯塊茎を 0~5°C から 10~15°C に移すと、インベルターゼに特異的なタンパク質系阻害物質量が増大し、インベルターゼ活性が減少する¹⁸⁾。なお、このような特異的阻害物質および不活性化物質は他の酵素の場合にも知られている。

お わ り に

木材形成の化学は樹木形成層細胞の分化（師部および木部の形成）に伴う代謝および成分の変動を生化学的および化学的に解明することを内容としている。そのためには組織分化の発現機構の解明が不可欠であるが、以上概述してきたように植物の組織分化には遺伝的、生化学的な条件が複雑にからみ合っており、これらの問題の根本的解明は今日では極めて困難である。

例えば木化と関連した遺伝子の発現に作用する因に対しても光、植物ホルモン、特定基質の濃度などが別々に報告されている。

すなわち GRISEBACH, HAHLBROCK¹⁹⁾らはパセリ培養細胞のリグニン合成に関係する一連の酵素、フェニルアラニンアンモニアリアーゼ、ケイヒ酸-4-ヒドロキシラーゼ、4-ヒドロキシケイヒ酸-3-ヒドロキシラーゼ、ヒドロキシケイヒ酸 *O*-メチルトランスフェラーゼ、*p*-クマレート:CoA リガーゼ、シンナモイル CoA レダクターゼ、アロマチックアルデヒドレダクターゼ（第10図参照）の活性が光によって誘導されることを明らかにしている。一方、駒嶺ら²⁰⁾は五寸ニンジン培養カルスが光照射によって木部細胞を誘導する際、光によって上昇されたサイクリック AMP レベルが *t*-RNA を修飾してサイトカイニンの生成をもたらし、サイトカイニンとオーキシンの共同作用によって木部分化が起こるものと推定している。また特定基質の例として NORTHCOTE ら²¹⁾はインゲンマメ (*Phaseolus vulgaris*) のカルス培養でオーキシンとシュクロースの維管束分化に及ぼす作用を研究し、IAA の相対比が上昇すると木部を、逆にシュクロース量の増大は師部を誘導すること、シュクロースの師部誘導効果は α -グリコシルジサツカリド構造に特異的であることを認めている。

今後、これらのデータの積み重ねによって木部分化と形成の機構が統一的に解明され、林産工業の色々な利用目的に適した木材が自由に生産されるようになることを期待したい。

文 献

- 1) 島地 謙, 須藤彰司, 原田浩共著, 木材の組織, 森北出版, (1976) pp. 17—25.
- 2) C. L. BROWN, Wood Science, **3**, 8 (1970).
- 3) P. ALBERSHEIM 著, 太田次郎訳, サイエンス, **5**, 31 (1975).
- 4) 永沼新世, 細胞壁蛋白質 (植物酵素蛋白質研究法, 共立出版 (1976) p. 148.
- 5) A. B. WARDROP, D. E. BLAND, Proc. 4th Intern. Congress. Biochem., **II**, 92 (1958).
- 6) 福田忠徳, 神田 孝, 木材誌, **22**, 112 (1976).
- 7) J. A. BRYANT, Molecular aspects of gene expression in plants, Academic Press (1976) p. 219.
- 8) D. H. NORTHCOTE, J. B. PICKETT-HEAPS, Biochem. J. **98**, 159 (1966).
- 9) P. J. HARRIS, D. H. NORTHCOTE, Biochim. Biophys. Acta., **237**, 56 (1971).
- 10) R. D. PRESTON, The formation of wood in forest trees, Academic Press (1964) p. 169.
- 11) F. B. P. WOODING, J. Cell. Sci., **3**, 71 (1968).
- 12) D. H. NORTHCOTE, Symp. Soc. exp. Biol., **25**, 51 (1971).
- 13) H. A. STAFFORD, Metabolism and regulation of secondary plant products (V. C. RUNECKLES and E. E. CONN 編) Academic Press (1974) p. 53.
- 14) F. JACOB, J. MONOD, J. molec. Biol., **3**, 318 (1961).
- 15) B. HOCK, H. BEEVERS, Z. Pflanzenphysiol., **55**, 405 (1966).
- 16) P. C. L. JOHN, W. McCULLOUGH, A. W. ATKINSON, B. G. FORDE, B. E. GUNNING, The cell cycle in development and differentiation (M. BALL and F. S. BILLET 編), Cambridge Univ. Press (1973).
- 17) R. L. TRAVIS, W. R. JORDAN, R. C. HUFFAKER, Pl. Physiol., **44**, 1150 (1969).
- 18) R. PRESSEY, R. SHAW, Pl. Physiol., **41**, 1657 (1966).
- 19) H. GRISEBACH, K. HAHLBLOCK, Metabolism and regulation of secondary plant products (V.C.

樋 口 : 木 材 形 成 の 化 学

- RUNECKLES and E. E. CONN 編) Academic Press (1974) p. 21.
- 20) 駒嶺 穆, 昭和50年度科学研究費補助金 (総合 A, 木本植物の組織の分化と木化に関する研究) 研究報告書 p. 15 (1975).
- 21) R. A. JEFFS, D. H. NORTHCOTE, J. Cell. Sci., 2, 77 (1967).