

第2版

木質の形成

バイオマス科学への招待

編集

福島和彦・船田 良・杉山淳司
高部圭司・梅澤俊明・山本浩之



海青社

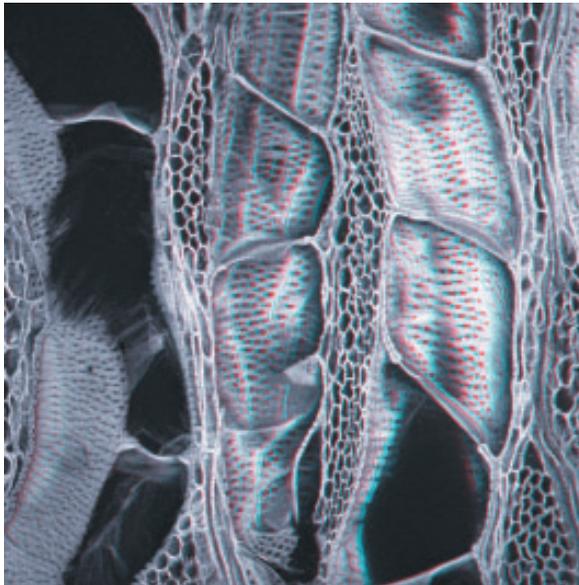
第 2 版

木質の形成

バイオマス科学への招待

編 集

福島和彦・船田 良・杉山淳司
高部圭司・梅澤俊明・山本浩之



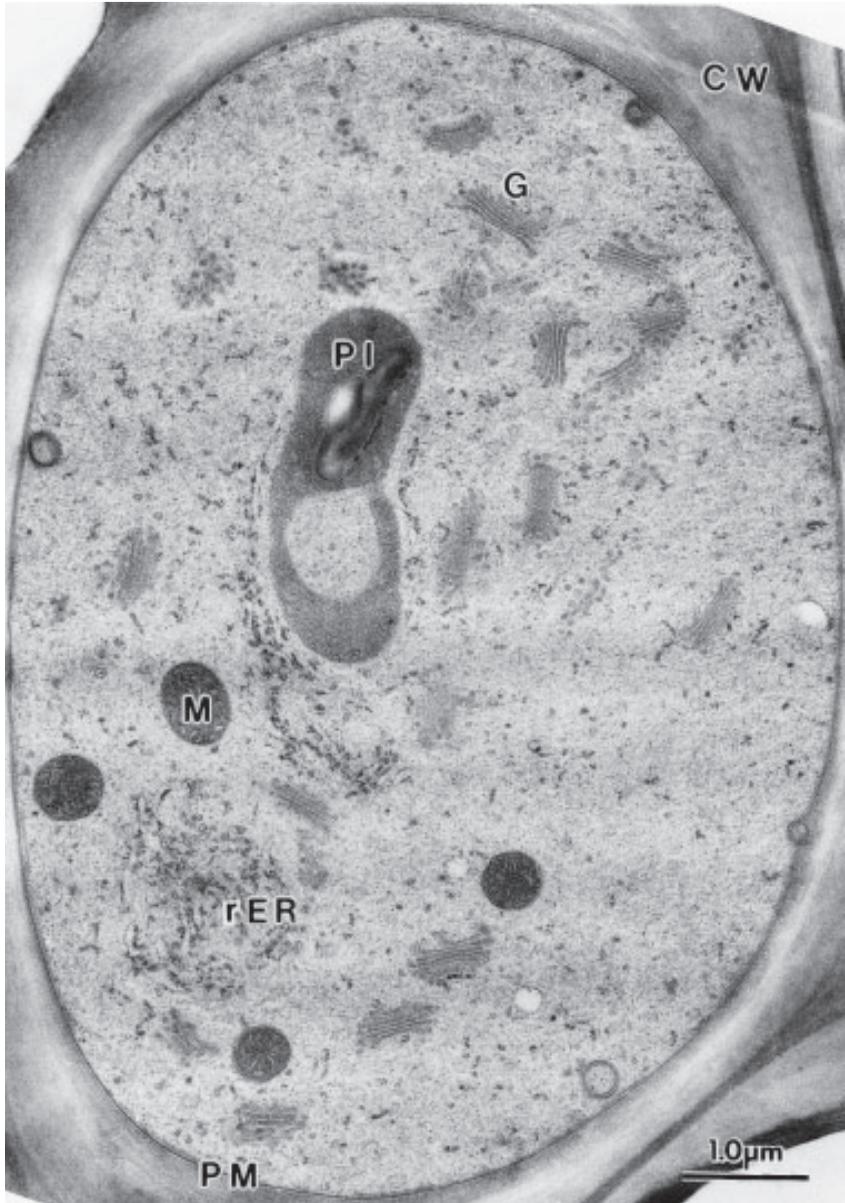
ハリギリ分化中道管要素の共焦点レーザー走査顕微鏡像。サフラニン染色。右目に緑色フィルター、左目に赤色フィルターのついたメガネで見るとステレオ画像になる。(Kitin, P. 氏、船田 良氏提供)



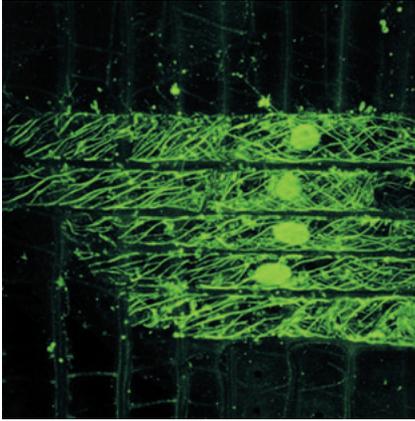
海青社

● 執筆者紹介 *印は編集者 50音順、数字は執筆箇所

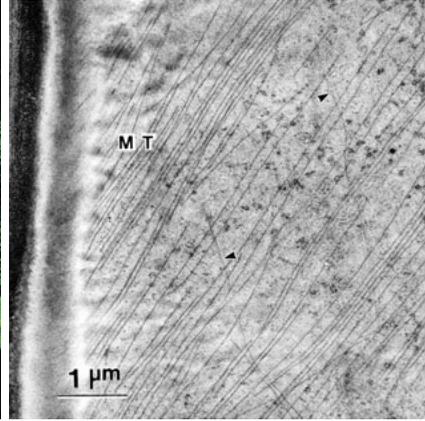
栗野達也	京都大学大学院農学研究科 助教	1.16, 3.3
伊藤和貴	愛媛大学農学部 准教授	5.2.6-7, 5.3.8-9
今井貴規	名古屋大学大学院生命農学研究科 准教授	3.1-3, 3.5, 5.3.1
今井友也	京都大学生存圏研究所 准教授	2.3-5
内海泰弘	九州大学農学部附属演習林 助教	1.8
梅澤俊明*	京都大学生存圏研究所 教授	4.2.5, 5.1, 5.2.1-2, 5.3.2-4, 5.4.1, 付録5
大山幹成	東北大学学術資源研究公開センター植物園 助教	1.2
香川 聡	(独)森林総合研究所木材特性研究領域 主任研究員	1.12
梶田真也	東京農工大学大学院農学研究院 准教授	4.7
片山健至	香川大学農学部応用生物科学科 教授	5.3.3
河合真吾	静岡大学農学部環境森林科学科 教授	5.2.3-4, 5.3.5-6
川越 靖	(独)農業生物資源研究所植物科学研究領域 主任研究員	2.4.2, 2.5.2
木村 聡	東京大学大学院農学生命科学研究科 助教	2.3-5
佐藤 康	愛媛大学大学院理工学研究科 准教授	4.3
佐野雄三	北海道大学大学院農学研究院 講師	1.7, 1.8, 1.11
重松幹二	福岡大学工学部化学システム工学科 教授	4.6
杉山淳司*	京都大学生存圏研究所 教授	2.1-5, 付録2
鈴木史朗	京都大学生存圏研究所 助教	3.6
高部圭司*	京都大学大学院農学研究科 教授	1.4, 1.9, 3.4, 付録3
堤 祐司	九州大学大学院農学研究院 准教授	4.4, 4.5
中井毅尚	島根大学総合理工学部 准教授	6.1.4-5, 6.2.1-2, 6.2.4
中田了五	(独)森林総合研究所林木育種センター 保存評価課長	1.15
西山義春	フランス国立科学センター 研究員	2.2
馬場啓一	京都大学生存圏研究所 助教	1.13
福島和彦*	名古屋大学大学院生命農学研究科 教授	4.2, 4.5.6, 付録4
藤田弘毅	九州大学大学院農学研究院 助教	5.2.6-7, 5.3.8-9
船田 良*	東京農工大学大学院農学研究院 教授	1.1, 1.3, 1.5, 1.10, 1.15, 付録1
松村順司	九州大学大学院農学研究院 准教授	1.14
光永 徹	岐阜大学応用生物科学部 教授	5.2.5, 5.3.7
矢野浩之	京都大学生存圏研究所 教授	5.5
山本浩之*	名古屋大学大学院生命農学研究科 教授	6.1.2, 6.2.2, 6.2.4, 6.3, 付録6
横田信三	宇都宮大学農学部森林科学科 教授	4.1, 5.4.2
吉田正人	名古屋大学大学院生命農学研究科 准教授	6.1.1-3, 6.1.5
渡邊宇外	千葉工業大学工学部生命環境科学科 准教授	6.2.3
和田昌久	東京大学大学院農学生命科学研究科 准教授	2.1, 2.2



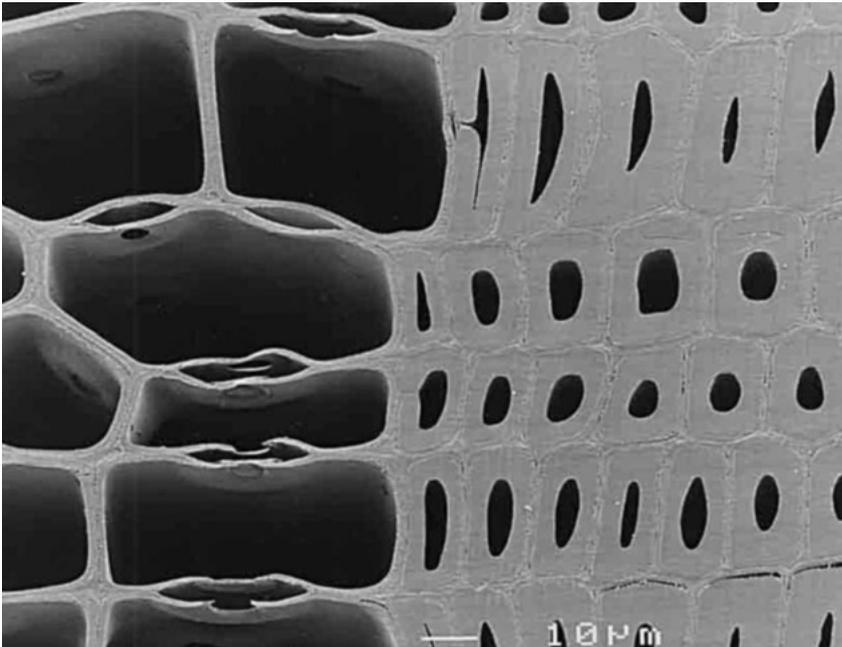
1. 二次壁形成中のスギ仮道管の透過電子顕微鏡写真。ゴルジ装置、粗面小胞体、ミトコンドリア、プラスチドなどが観察され、活発に活動している様子がうかがわれる。この写真は仮道管先端部と思われる。液胞は観察されない。G：ゴルジ装置、M：ミトコンドリア、PI：プラスチド、PM：細胞膜。(佐野書恵氏提供)



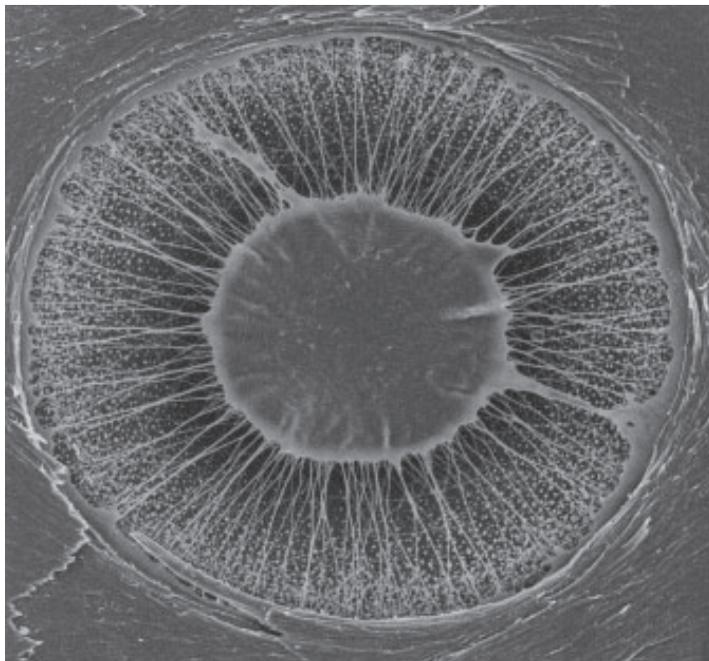
2. イチイ分化中放射柔細胞内の表層微管と核の共焦点レーザー走査顕微鏡像。チューブリンに対する抗体を用いて蛍光染色した。表層微管の3次元的な配列が観察できる。(芝垣雅之氏、船田 良氏提供)



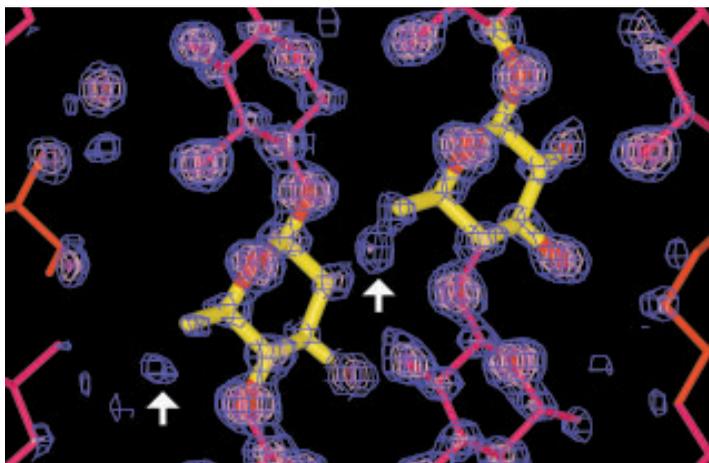
3. 二次壁形成中のユーカリ木部繊維の電子顕微鏡写真。多数の微管(MT)がほぼ並行に配列している。この配向は形成中のマイクロフィブリル配向と同じである。配向方向の異なる微小管(矢頭)もわずかに観察される。(川村規世枝氏提供)



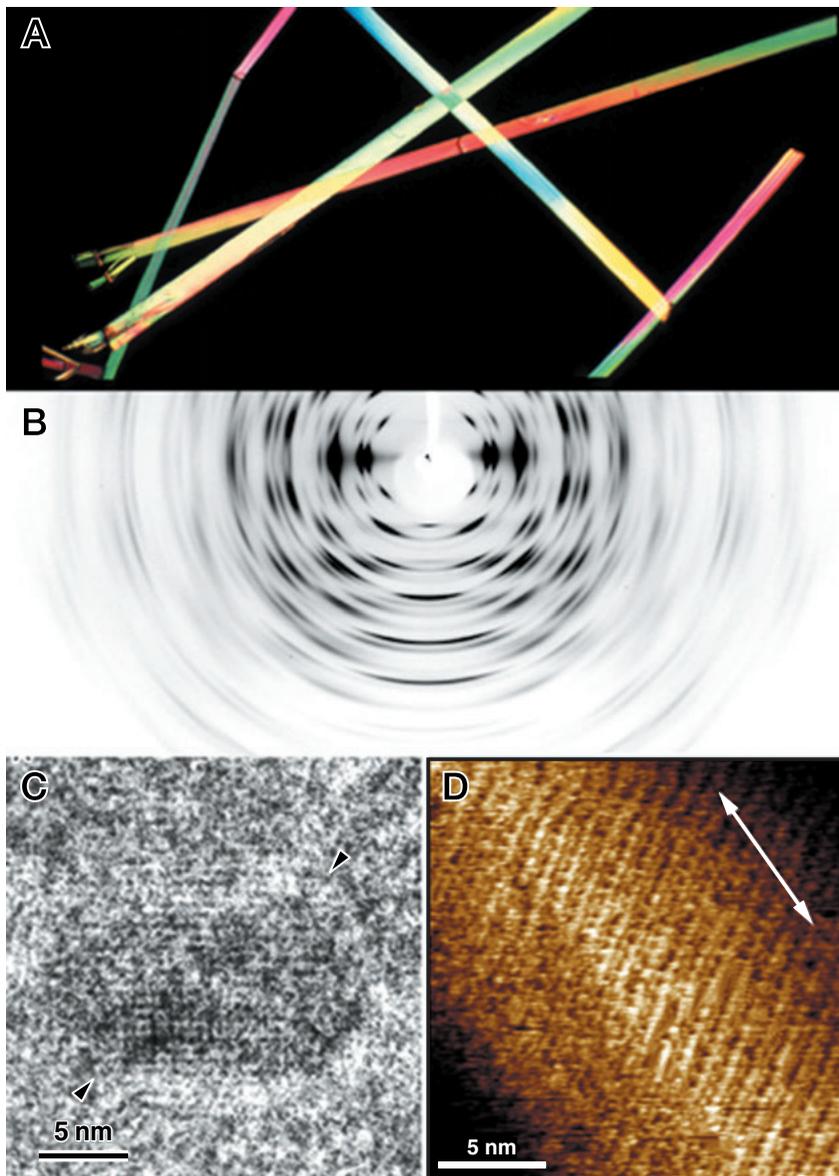
4. カラマツ年輪境界の走査電子顕微鏡写真。早材の仮道管細胞壁は薄く、晩材のそれは厚い。早材仮道管の放射壁には典型的な有縁壁孔対が観察される。(佐野雄三氏提供)



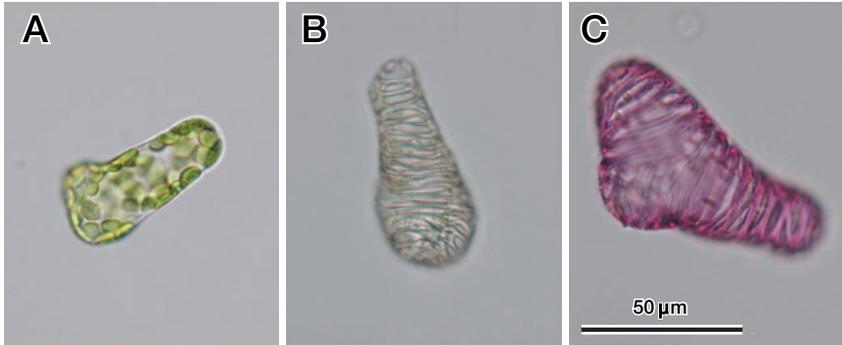
5. トドマツ仮道管間の壁孔壁の走査電子顕微鏡写真。中央の密な円盤状の部分(トールス)をセルロースマイクロフィブリル束からなる網(マルゴ)が張り支えている。仮道管内腔の自由水は、マルゴのフィブリル間隙を通して隣接する仮道管へと流動する。(佐野雄三氏提供)



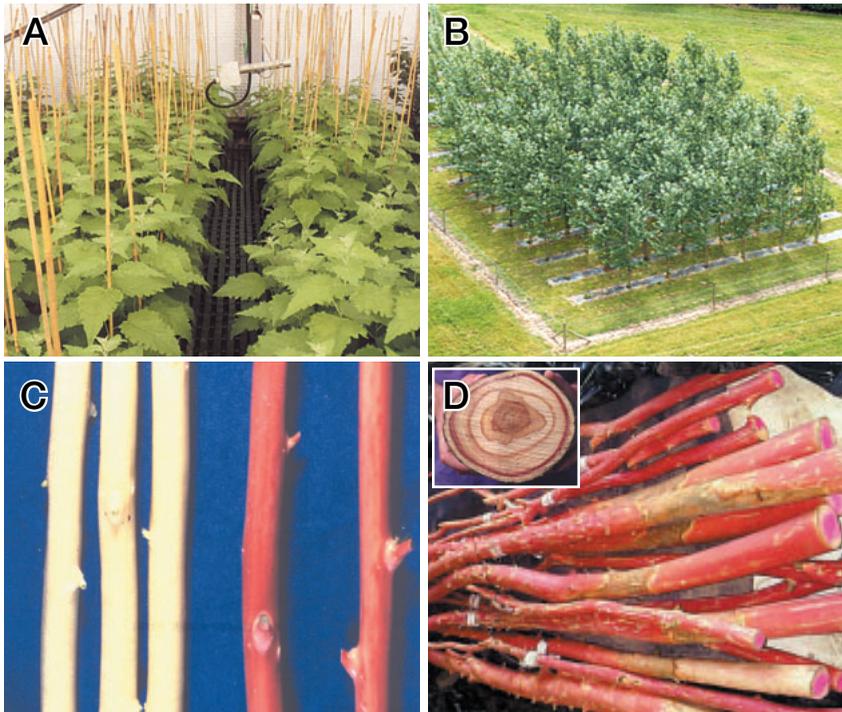
6. 中性子回析データやX線回析データの精密解析により明らかとなった、セルロース I_{β} の結晶構造。実験データに基づくフーリエ合成図により、O6(矢印)の位置が確定された。(西山義春氏提供)



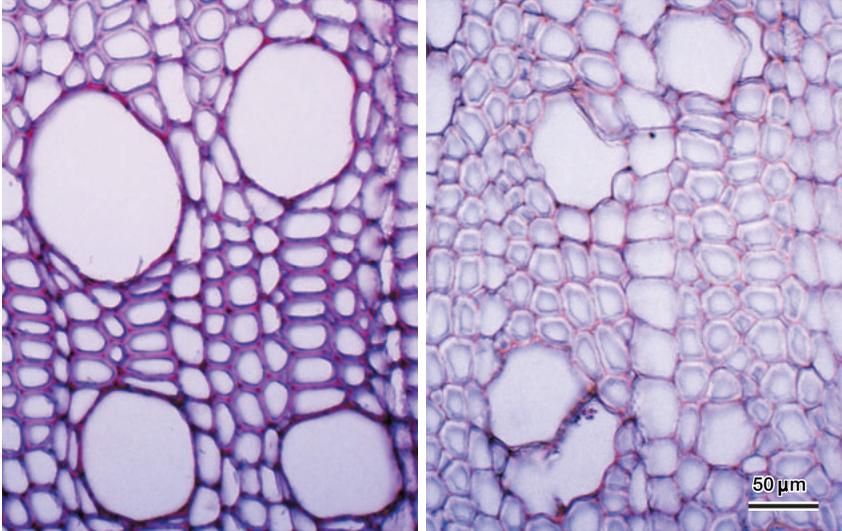
7. 高等植物のセルロースのモデルサンプルであるホヤの組織内より一度ばらばらにしたセルロースマイクロフィブリルを高度に配向させたフィルム(A)。それより得られたX線繊維図(B)。透過電子顕微鏡により一本のマイクロフィブリルの断面でみえる格子像(C)。原子間力顕微鏡による海藻のマイクロフィブリル表面像(D、矢印は分子鎖の方向)。(杉山淳司氏提供)



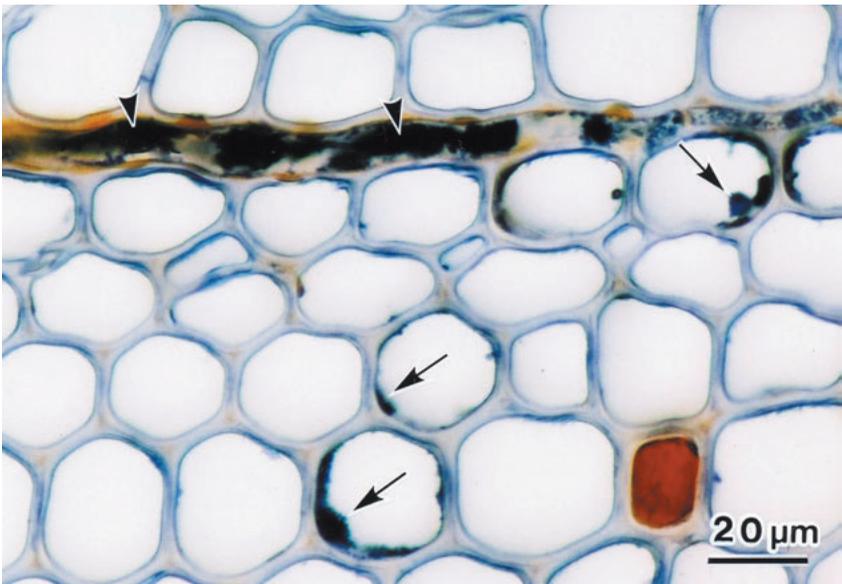
8. ヒヤクニチソウ葉肉細胞から管状要素への分化。(A)ヒヤクニチソウの葉から単離されたばかりの葉肉細胞。(B)管状要素へ分化した葉肉細胞。らせん状の二次肥厚部が観察される。(C)管状要素でのリグニン検出。フロログルシシン・塩酸反応で二次肥厚部が赤紫色を呈している。(佐藤 康氏提供)



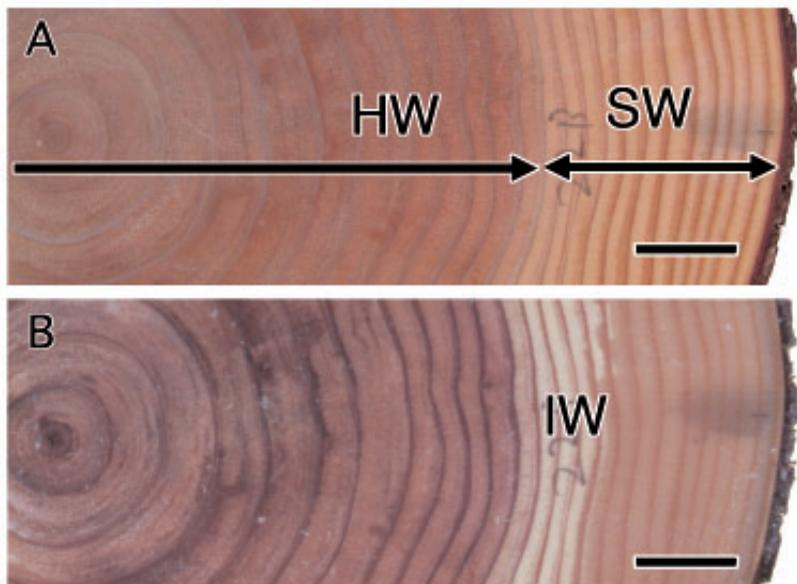
9. 欧州で実施されている遺伝子組み換えポプラの野外試験の様子。(A) 温室内の遺伝子組換えポプラの幼樹。(B) *CAD* 遺伝子の発現が抑えられた遺伝子組換えポプラの試験林(英国)。(C) 若齢の *CAD* 抑制ポプラ(赤色)と野生型ポプラ(白色)から得られた材。(D) 4年生の *CAD* 抑制ポプラから得られた材。若齢時(C)と同様に材が赤色に変色している。(A, C: Dr. Pilate 提供、B, D: Pilate *et al.* 2002 より転載)



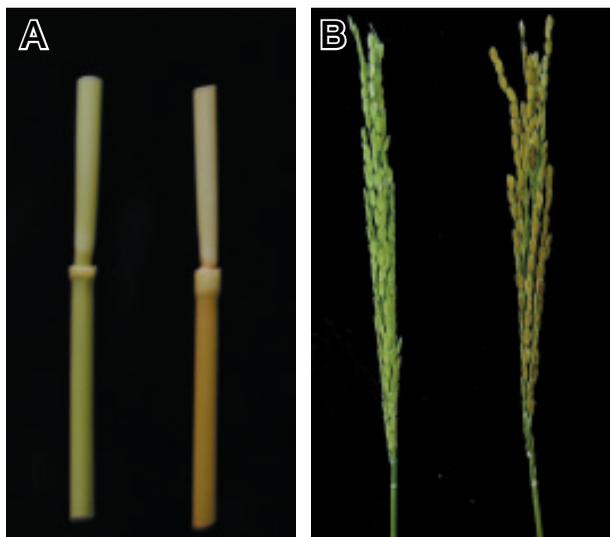
10. 野生型タバコ木部(左)と、遺伝子操作によりシナモイル CoA レダクターゼ (*CCR*) 遺伝子の発現を抑制されたタバコ木部(右)。フロログルシン・塩酸反応によりリグニンを検出しているが、*CCR* 活性を抑制されたタバコではリグニンが顕著に減少し、道管が変形していることが分かる。(吉永 新氏提供)



11. 免疫標識法によるスギ心材成分の所在の可視化。アガサレジノール(心材ノルリグナン)の抗血清を作製し、その分布を調べた。放射柔細胞の内容物(矢頭)がよく標識され、仮道管壁内腔側(矢印)も標識されている。(今井貴規氏提供)



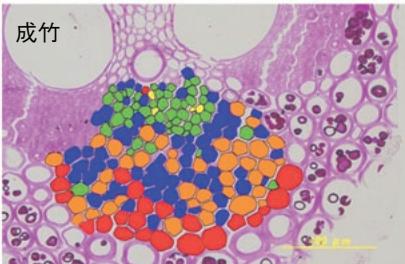
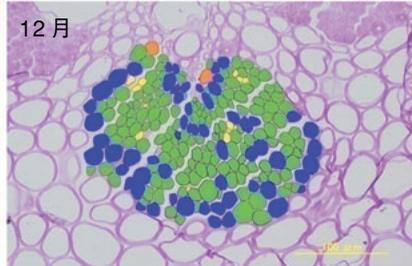
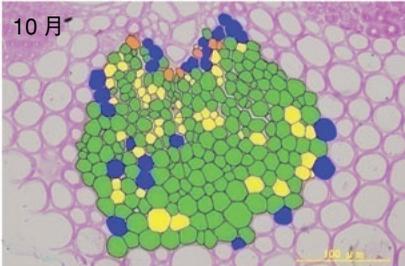
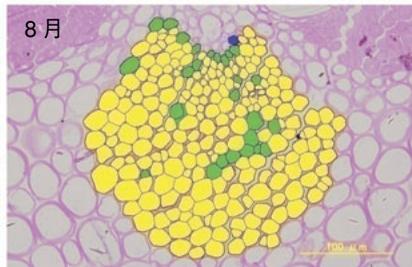
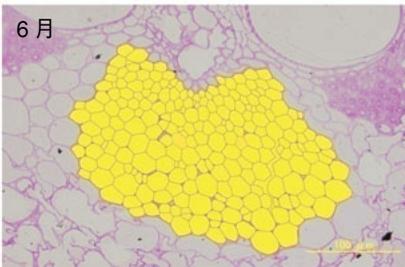
12. スギの辺材・移行材・心材 A:気乾材の可視光写真、SW=辺材、HW=心材。B:生材の可視光写真、IW= 移行材。スケールバー: 2cm。(中田了五氏提供)



13. *CAD* 遺伝子に変異したイネ (*gh2* 変異体)。トウモロコシやソルガムの *bm*、*bmr* 変異体と同様にイネの *gh2* 変異体も茎(稈)や穂が茶褐色に色づく。A: 野性型のイネ(左)と *gh2* 変異体の稈(右)。B: 野性型のイネ(左)と *gh2* 変異体の穂(右)。(Dr. Zhuknan Chen 提供)



14. 玉切りによって生じた丸太切断面の心裂け(マメ科, *Eperua falcata*、仏領ギアナ、山本浩之氏提供)。伐採や玉切りによって丸太切断面に心割れや心裂けが生じる。このことから、生材樹幹内部には残留応力分布が生じていることがわかる。これによって丸太の製材歩留まりは低下し、潜在的ではあるが大きな経済的損失となっている。一方で、樹幹内残留応力は、樹木にとっては負重力屈性や種に固有の樹形パターンの発現など、樹木が長年月に亘って生命活動を続けてゆく上では、無くてはならない重要な形質となっている。なぜ残留応力分布が生じるのかについては第6章を参照のこと。なお写真では丸太の切断面が黒く汚れているが、これは腐朽ではなく、切断面から分泌された樹脂分のためである。



 2-3層	 4-5層	 6-7層
 8-9層	 10層以上	

15. モウソウチク維管束鞘繊維二次壁の壁層数の増加を色分けで示した。当年では、原生木部に近いところで壁層数が増加するが、成竹では基本組織に近いところで壁層数が多い。(田中友佳氏提供)

はじめに

木質とは何か。その構造、形成、機能を中心に最新の研究成果を折り込み、わかりやすくまとめたのがこの書物である。

木質とは、高等植物が産みだす細胞壁の実体であり、セルロース、ヘミセルロース、リグニン、その他の二次代謝物の複合体である。代表的な木質生産の場である樹木は、形成層から生みだされる細胞により構築される。多くの細胞は、誕生後約1カ月の間に細胞壁の形成を完了し、その生を全うする。このようにして形成された細胞壁は、幹に強度を与え、長い間風雪に耐えて巨大な樹体を支えることができる。また、細胞壁には種々の二次代謝産物がしみこんでいる。これらは木に特有の香りを与え、病虫害や腐朽から樹木を守っている。我々は、このような樹木を木質資源として利用し、木材の文化を築いてきた。

これら木質の優れた機能は、木質の精緻に制御された構造、そしてそれを形成する生合成機構とは決して無縁ではない。本書では、木質細胞壁の構造、構成成分、機能発現など分子レベルから細胞・組織レベルまで生合成の視点から解説した。

1997年12月に京都で開催された気候変動枠組条約第3回締約国会議(COP3)を契機に、二酸化炭素排出抑制にむけて、循環資源であるバイオマスに対して、より一層の注目が注がれるようになった。バイオマスの90%は、木材など森林由来の木質バイオマスであり、その高度利用の実現のためには、木質の特徴、性質、潜在的な機能などを正しく理解しなければならない。

本書は、森林科学や木材科学を学ぶ学部・大学院生を対象に書かれたものであるが、植物学や植物生理学などを専攻する学生にも十分に理解できるように配慮した。最近のバイオテクノロジーの発展により、樹木の形質を分子生物学的手法により改良することも可能となりつつある。本書には、それら最先端の

研究成果も豊富に盛り込まれており、木質に関する基礎から応用研究に従事する研究者にも広く役立つものと確信する。

本書の出版企画においては、文部科学省より科学研究費補助金「平成 13 年度基盤研究(C) 企画調査」を助成して戴いた。最後に、本書の出版に多大なご努力を戴いた海青社の宮内久氏に厚く御礼申し上げる。

2002 年 2 月

編集者一同

第2版の出版に際して

初版は幸いにも増刷に至ったが、関係諸分野の進歩は著しく、改訂版出版の必要性が痛感された。そして、海青社宮内久社長のご快諾の下、改訂作業に取り掛かったのは、2008年の末ころであった。その後改訂版(第2版)に盛り込むべき内容について編集者一同の間で議論が紛糾し、改定作業が具体化するまでに2年が過ぎてしまったが、ようやくこのたび2版の出版に漕ぎ着けることが出来た。遅々として改訂作業が進まない間、再度の初版増刷も含め、忍耐強く改訂版出版に向けてお助けいただいた宮内社長はじめ海青社の皆さまに、まずは篤く御礼を申し上げる次第である。

さて、初版の出版以来既に9年が経過しており、木質(リグノセルロース)の生産と利用を取り巻く状況も初版執筆時と比べて大きく変化した。環境を保全しつつ木質バイオマスを持続的に生産し、得られたバイオマス資源を有効に活用することが以前にもまして強く求められている。すなわち、今後人類が持続的に生存を続けるためには、化石エネルギーに代わる再生可能エネルギーの開発が根本的に不可欠である。再生可能エネルギーとして、もちろん太陽エネルギー、風力エネルギー、地熱エネルギー等も重要であるが、バイオマスは液体燃料や工業原材料すなわち有機化合物炭素供給源となりうる点が極めて重要である。さらに、バイオマス資源のエネルギー利用は、二酸化炭素の排出を伴うものの、そもそもバイオマス資源が二酸化炭素から生成することにより、バイオマス資源利用は正味の二酸化炭素濃度上昇をもたらさない所謂カーボンニュートラルという特性を持つ。加えて、植物バイオマス資源は地域偏在性が少ないとともに賦存量が多い。とりわけ木質は、再生可能バイオマス資源の内最も蓄積量が多いものである。ただ、木質は基本的に価格が安く、木質の持続的生産・利用を経済的に成り立たせるためには、技術革新に基づく高付加価値化がますます重要となっている。

以上のように、大幅な技術革新に基づく木質の持続的生産・利用にむけた基

盤技術確立が、今後人類が化石資源依存社会から脱却し、生存を続けていく上で極めて重要であるが、この基盤技術の確立には、木質の性質、とりわけ木質の組織構造、木質成分の化学構造、成分分布と組織構造に由来する細胞壁物性、さらには化学反応および超分子構造などを十分に理解すると共に、目的に応じた木質の分子育種を図ることが重要と考えられる。

例えば、通直(木目などが縦にまっすぐ通っていること)・完満(幹が太っていること)・真円(木口が円いこと)など形状に優れ、建築・家具用材として高い物性を有する樹木、工業用資源として高い生産能(成長速度)を示す樹木、パルプ化に適する樹木、バイオマス由来液体燃料の生産原料として適する樹木及び草本の分子育種が強く求められている。さらに、木質生産に用いることのできる林地の大幅な増加が見込めないことから、優良な土地は食料生産に使用せざるを得ず、新たな木質バイオマス生産には乾燥地や放棄農牧地などの比較的条件の悪い土地を使わざるを得なくなっているのが現状である。従って、革新的な炭素固定能を有する樹木、高成長の樹木や草本、耐寒性・耐乾性を持つ樹木、環境保全・修復に貢献する樹木の分子育種も強く求められている。

一方、木質の形成に限らず、生命活動の理解は、ゲノム解読の進展など、所謂研究のパラダイムシフトを受けて、21世紀に入り長足の進歩を遂げた。すなわち、かつて1990年代までは、生合成研究は、個々の研究対象の化合物を決定した後、標的化合物の有機化学的解析、代謝経路の推定、生合成酵素の検出と精製、生合成酵素をコードする遺伝子の取得、と言う手順で進められていた。例えばリグニンの生合成についても、この手順に従い、1990年代の中頃までに、リグニン生合成系路上の酵素遺伝子は一揃い単離され、その機能も確定されてきた。しかし、2000年以降、シロイヌナズナ、イネ、ポプラなどの植物のゲノム塩基配列が解読されたことにより、全遺伝子の解析や、特定の時期・部位で発現しているすべての遺伝子・タンパク質・代謝物を網羅的に解析する、所謂オミクスが急速に進展してきた。1990年代までに木質形成の代謝の概略がほぼ解明されたことを受け、近年は、木質形成に関わる代謝群が全体的にどのような調節されているか、すなわち代謝統御のネットワーク機構や階層性の解明が中心的課題となっている。この代謝統御に重要な役割を果たすものの一つに転写因子があるが、ここ数年で、細胞壁の形成反応を制御する転写因子の解

明が急速に進展してきた。

これらの遺伝子・タンパク質レベルでの研究成果は、早晚、木質の分子育種へと応用されるだろう。そして、木質バイオマスが持つ物性や化学反応性の改良、さらには木質バイオマスの生産性を向上させる“代謝統御”も現実味を帯びてくるのである。その際には、木質の組織構造、組織構造に由来する細胞壁物性、木質成分の化学構造と集合状態および化学反応性、並びに木質の形成制御機構に関する深い知識と理論の蓄積が必要とされるだろう。

以上のような将来展望と関連分野の進展を受け、編集担当者は改訂版の出版に際し、其々担当の章を充実させることはもとより、関連した最近の研究動向や話題をトピックス的に取りまとめる作業もおこなった。これらは、付録として6章の後に配置した。

2008年夏に突然発生した、世界同時不況の傷も癒えないうちに、2011年3月には未曾有の大地震と津波が東日本を襲った。これが直接の引き金となって福島第一原子力発電所が制御不能の事態に陥った。これらの事故や災害をきっかけとして、これまでの文明と経済のあり方に関する人々の不安は、いままさに極限に達しようとしている。そのような中、石油代替としての木質バイオマスのエネルギー、マテリアル利用に益々注目が集まっている。それゆえ、木質バイオマス科学に課されている使命は、これまでになく大きいと言わざるを得ない。

本書が木質の科学や木質の利用に興味をもたれる学部学生、大学院学生、及び関連研究者・技術者の一助となれば、編者・著者一同、望外の幸せである。

2011年7月

編集者一同

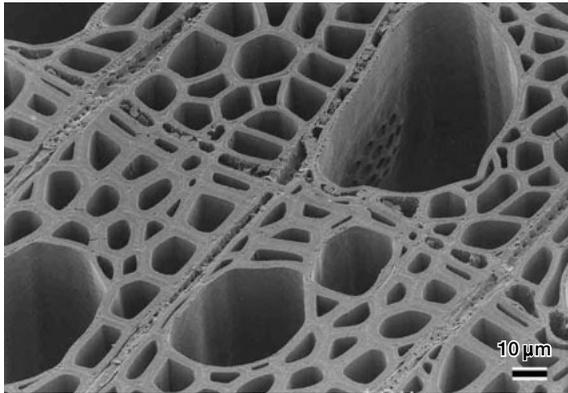
このプレビューでは表示されないページがあります。

木質の形成

バイオマス科学への招待

第2版

目次



ヤナギ年輪境界の走査型電子顕微鏡写真(佐野雄三氏提供)

口 絵	i
はじめに	1
第2版の出版に際して	3
1 木材の構造と形成	(船田 良編集) 15
1.1 木材の概観	(船田 良) 15
1.1.1 木材を生産する樹木	15
1.1.2 樹木の外観	16
1.2 木材の構造と進化	(大山幹成) 21
1.2.1 陸上植物の進化	21
1.2.2 木材構造の進化	22
1.3 樹木の成長	(船田 良) 26
1.3.1 伸長成長	26
1.3.2 肥大成長	27
1.4 樹木細胞を構成する細胞小器官	(高部圭司) 32
1.5 形成層細胞の分裂	(船田 良) 38
1.5.1 分裂活動の変化	38
1.5.2 分裂活動の制御機構	40
1.6 木部細胞の分化・成熟	(船田 良) 46
1.7 針葉樹材の組織構造	(佐野雄三) 53
1.7.1 仮道管	53
1.7.2 ストランド仮道管	55
1.7.3 軸方向柔細胞	55
1.7.4 放射組織	56
1.7.5 樹脂道とエピセリウム細胞	58
1.8 広葉樹材の組織構造	(佐野雄三・内海泰弘) 59
1.8.1 道 管	59
1.8.2 木部繊維	67
1.8.3 軸方向柔組織	68
1.8.4 放射組織	70
1.8.5 その他の解剖学的特徴	73
1.9 単子葉植物の構造と形成	(高部圭司) 75
1.9.1 道 管	77
1.9.2 師 管	78
1.9.3 維管束鞘繊維	79
1.9.4 基本組織柔細胞	81

1.9.5	タケ細胞壁の形成過程	81
1.10	細胞壁構造	(船田 良) 85
1.10.1	一次壁の性質	85
1.10.2	二次壁の性質	87
1.11	細胞壁修飾構造	(佐野雄三) 93
1.11.1	壁 孔	93
1.11.2	道管せん孔	97
1.11.3	らせん肥厚	98
1.11.4	いぼ状突起とベスチャー	100
1.12	光合同化産物の樹木細胞壁への転流と分配	(香川 聡) 101
1.12.1	木理と転流経路	101
1.12.2	貯蔵物質と木部形成	102
1.13	あて材の構造と形成	(馬場啓一) 105
1.13.1	あて材の特徴	105
1.13.2	あて材の形成機構	108
1.14	根の構造と形成	(松村順司) 112
1.14.1	一次組織	112
1.14.2	二次組織	114
1.15	心材の構造と形成	(中田了五・船田 良) 117
1.15.1	心材・辺材・移行材	117
1.15.2	心材の形成	119
1.15.3	心材の特徴の多様性	120
1.15.4	傷害心材、偽心材、変色材	123
1.16	木部細胞分化の分子生物学	(栗野達也) 125
1.16.1	遺伝子発現の抑制による遺伝子機能の解析	125
1.16.2	木部形成遺伝子の発現解析	125
1.16.3	ゲノムプロジェクトとポストゲノム	127
	引用文献	128
2	セルロース	(杉山淳司編集) 145
2.1	セルロースマイクロフィブリルの構造	(和田昌久・杉山淳司) 145
2.1.1	セルロースとは	145
2.1.2	マイクロフィブリルとは(定義と概要)	146
2.1.3	木材セルロース(一次壁と二次壁のセルロース)	148
2.1.4	どこにセルロースは存在するか?	148
2.1.5	種によって異なる大きさ、断面の形状	149
2.1.6	セルロースマイクロフィブリルの構造	149

2.1.7	セルロースの合成と結晶化に影響を与える因子	158
2.2	結晶構造	(西山義春・和田昌久・杉山淳司) 159
2.2.1	単位格子と結晶多形	159
2.2.2	分子の形態	165
2.2.3	単位格子への分子の充填 (packing)	167
2.2.4	水素結合 (hydrogen bond)	169
2.2.5	マイクロフィブリルへの充填	172
2.2.6	表面と非晶	172
2.2.7	低エネルギー振動と中性子非弾性散乱	175
2.2.8	力学的性質	177
2.2.9	熱膨張	177
2.2.10	セルロースの格子面とミラー指数	178
2.3	セルロースの構造と生合成の接点 .. (今井友也・木村 聡・川越 靖・杉山淳司)	180
2.3.1	ターミナルコンプレックス	180
2.3.2	高等植物の TC	182
2.3.3	TC の移動と方向制御	184
2.3.4	TC とマイクロフィブリル形態の生物多様性	185
2.4	セルロース生合成の酵素化学	186
2.4.1	セルロース合成酵素遺伝子 (<i>cesA</i>)	186
2.4.2	糖転移酵素の反応機構	192
2.4.3	CesA タンパク質の解析に向けた課題	196
2.5	セルロース生合成の分子機能	200
2.5.1	セルロース生合成に関与する分子群	200
2.5.2	セルロース合成における分解酵素の役割に関する考察	205
2.5.3	セルロース生合成のモデル生物	207
	引用文献	216
3	ヘミセルロース	(高部圭司編集) 229
3.1	ヘミセルロースとは	(今井貴規) 229
3.2	ヘミセルロースの生合成	(今井貴規) 230
3.2.1	糖ヌクレオチドの生合成	231
3.2.2	キシランの生合成	233
3.2.3	グルコマンナンの生合成	235
3.2.4	ガラクトサンの生合成	236
3.2.5	キシログルカンの生合成	236
3.3	ヘミセルロースの堆積と細胞壁中での分布	(栗野達也) 239
3.3.1	ヘミセルロースの堆積機構	239

3.3.2	ヘミセルロースの細胞壁中での分布	242
3.4	ヘミセルロースの生合成と輸送に関する細胞小器官	(高部圭司) 246
3.5	ペクチンの生合成およびその細胞壁中での分布と存在状態	(今井貴規) 250
3.5.1	ペクチンの生合成	250
3.5.2	ペクチンの生合成の場、分布、存在状態	255
3.6	ヘミセルロース生合成の分子生物学	(鈴木史朗) 258
3.6.1	キシラン	258
3.6.2	マンナンおよびグルコマンナン	261
3.6.3	キシログルカン	263
3.6.4	β -(1 \rightarrow 3; 1 \rightarrow 4)グルカン	265
	引用文献	266
4	リグニン	(福島和彦編集) 275
4.1	植物の進化とリグニンの構造	(横田信三) 275
4.1.1	化石中及び古代環境でのリグニン	275
4.1.2	Brown のリグニン進化説	276
4.1.3	蘚苔類のリグニン	277
4.1.4	細胞壁の木化と維管束組織の発達	277
4.1.5	植物における最初のリグニン	278
4.1.6	イワヒバ科植物のリグニン	282
4.1.7	シリングリグニンの起源	283
4.1.8	エネルギー論的に見たリグニンの進化	283
4.1.9	細胞の機能とリグニンの進化	284
4.1.10	紅藻におけるリグニンの存在	285
4.1.11	木本から草本への移行	286
4.1.12	リグニンの進化と <i>O</i> -メチルトランスフェラーゼとの関係	287
4.1.13	リグニンの進化とカフェオイル-CoA OMT 及びカフェー酸 OMT との関係	289
4.1.14	リグニンの進化とシンナミルアルコールデヒドロゲナーゼとの関係	289
4.1.15	リグニンの進化とラッカーゼとの関係	290
4.1.16	リグニンの進化とペルオキシダーゼとの関係	291
4.1.17	リグニンの進化とシリングルペルオキシダーゼとの関係	293
4.1.18	リグニンの進化に関わるリグニン生合成酵素の遺伝子情報	295
4.1.19	リグニン生合成遺伝子の進化論的比較	297
4.1.20	ペルオキシダーゼの進化論	301
4.1.21	リグニンの進化と生育環境(重力、水)変化	304
4.2	リグニンの沈着と分布	(福島和彦) 307

4.2.1	リグニン沈着過程と分布の可視化	310
4.2.2	針葉樹木部細胞壁におけるリグニンの分布	311
4.2.3	広葉樹木部細胞壁におけるリグニンの分布	313
4.2.4	複合細胞間層と二次壁のリグニン	314
4.2.5	様々なリグニンの機能	(梅澤俊明) 316
4.2.6	リグニンの分析	(福島和彦) 317
4.3	細胞の分化とリグニン形成の分子機能	(佐藤 康) 321
4.3.1	維管束分化とリグニン形成	321
4.3.2	細胞分化とリグニン形成のモデルとしての管状要素	322
4.3.3	管状要素分化の過程	323
4.3.4	管状要素分化を制御する要因	326
4.3.5	リグニン合成機構	332
4.3.6	細胞の分化とリグニン形成研究の今後と展望	337
4.4	シキミ酸経路	(堤 祐司) 338
4.4.1	シキミ酸経路の全体像	338
4.4.2	シキミ酸経路に関わる酵素	339
4.5	モノリグノールの生合成	(堤 祐司) 343
4.5.1	フェニルアラニンアンモニリアーゼ	343
4.5.2	芳香核の水酸化	345
4.5.3	芳香核のメチル化酵素	346
4.5.4	側鎖 γ 位(9位)の還元酵素	348
4.5.5	モノリグノールの重合に関与するペルオキシダーゼ	350
4.5.6	モノリグノールグルコシド(配糖体)	(福島和彦) 351
4.6	モノリグノールの重合	(重松幹二) 354
4.6.1	モノリグノールの多糖類マトリックス中での拡散	354
4.6.2	モノリグノールの酵素との衝突と反応活性中心への侵入	355
4.6.3	一電子酸化によるラジカル化と酵素からの脱離	355
4.6.4	ラジカル分子のカップリング反応による二量体化	356
4.6.5	7(α)位炭素への水酸基の付加によるキノンメチド中間体の解消	359
4.6.6	ラジカルカップリング反応の繰り返しによる高分子化	361
4.6.7	人工リグニン	361
4.7	リグニンのバイオテクノロジー	(梶田真也) 364
4.7.1	モノリグノール生合成遺伝子の発現制御によるリグニンの調節	364
4.7.2	リグニンや二次壁の合成を制御する転写因子の発現調節	370
4.7.3	リグニン生合成の変化に伴う表現型の変化	370
4.7.4	リグニンの改変によるパルプ生産性の向上	372
4.7.5	消化性の高い飼料用作物	374

4.7.6 エネルギー作物の分子育種	375
4.7.7 遺伝子組換え植物の将来展望	376
引用文献	377
5 抽出成分	(梅澤俊明編集) 403
5.1 抽出成分とは	(梅澤俊明) 403
5.2 抽出成分の分類と化学的特徴	404
5.2.1 リグナンとネオリグナン	(梅澤俊明) 404
5.2.2 ノルリグナン	(梅澤俊明) 408
5.2.3 フラボノイド	(河合真吾) 408
5.2.4 スチルペノイド	(河合真吾) 411
5.2.5 タンニン	(光永 徹) 413
5.2.6 イソプレノイド	(伊藤和貴・藤田弘毅) 417
5.2.7 その他の成分	(伊藤和貴・藤田弘毅) 422
5.3 生合成	425
5.3.1 細胞内における抽出成分の生合成場所	(今井貴規) 425
5.3.2 リグナン	(梅澤俊明) 427
5.3.3 ネオリグナン	(梅澤俊明・片山健至) 429
5.3.4 ノルリグナン	(梅澤俊明) 430
5.3.5 フラボノイド	(河合真吾) 431
5.3.6 スチルペノイド	(河合真吾) 435
5.3.7 タンニン	(光永 徹) 438
5.3.8 イソプレノイド	(藤田弘毅) 442
5.3.9 ジアリルヘプタノイド	(藤田弘毅) 446
5.4 抽出成分の分布と生理的意義	447
5.4.1 心材特異的分布	(梅澤俊明) 447
5.4.2 生体防御	(横田信三) 449
5.5 抽出成分の物理特性への寄与	(矢野浩之) 455
引用文献	460
6 木質のバイオメカニクス	(山本浩之編集) 473
6.1 水分の吸収と運搬の物理	473
6.1.1 樹木と水	(吉田正人) 473
6.1.2 植物(樹木)による吸水と運搬の機構	(山本浩之・吉田正人) 473
6.1.3 木部圧ポテンシャルの日変動	(吉田正人) 483
6.1.4 木部における軸方向への水の移動	(中井毅尚) 486
6.1.5 木材と水	(吉田正人・中井毅尚) 487

6.2 細胞壁微細構造が支配する木材の力学物性	491
6.2.1 固体力学の基本的概念	(中井毅尚) 491
6.2.2 木材の物性における異方性	(山本浩之・中井毅尚) 494
6.2.3 セル構造と木材の横方向ヤング率の多様性	(渡邊宇外) 497
6.2.4 細胞壁微細構造が支配する木材繊維の力学	(中井毅尚・山本浩之) 501
6.3 樹木成長のバイオメカニクス	(山本浩之) 508
6.3.1 樹木と残留応力	508
6.3.2 樹木と成長応力	511
6.3.3 成長応力と樹木の形	522
引用文献	524
付 録	531
付録1 形成層が木質バイオマスを生産する	(船田 良) 531
付録2 文化財を科学する	(杉山淳司) 537
付録3 樹木のスケールトラベル	(高部圭司) 541
付録4 木の性質を知り、木を改良し、利用につなげる	(福島和彦) 550
付録5 多成分の迅速網羅解析	(梅澤俊明) 553
付録6 樹木が空高くそびえ、広く枝を張るための戦略	(山本浩之) 555
引用文献	561
略 号 表	563
索 引	569

1 木材の構造と形成

1.1 木材の概観

1.1.1 木材を生産する樹木

植物を分類する際に、草本植物とか木本植物という用語がよく用いられる。木材(wood)は、後者の木本植物から生産される。木本植物は多年生植物であり、茎(樹幹)などの地上部の器官が冬などでも枯死せずに生き続ける。また木本植物は、維管束植物であり、発達した維管束形成層(vascular cambium)の分裂活動により肥大成長(radial growth)を行い、長年にも渡って茎や根が半径方向に太る特徴をもつ。生活様式によって、木本植物は高木類、低木類、つる類に区分できる。一般に、高木類の木本植物を樹木と呼ぶ。

植物の細かな分類様式については、分類学者によりいろいろと見解が異なるが、大きく分けると、木部組織や師部(篩部)組織などの維管束(vascular bundle)が発達していない葉状植物と維管束が発達した維管束植物に分けられる。葉状植物には、藻類、地衣類、苔類、蘇類などが含まれ、これらの植物には維管束の発達が認められない。一方維管束植物には、シダ植物、裸子植物(gymnosperm)、被子植物(angiosperm)が含まれる。陸上植物の出現は、化石の分析などから約4億7500万年前の中期オルドビス紀であり、淡水へ進出した葉状植物のシャジクモ(車軸藻)類から進化した植物が最初の陸上植物であると考えられている。さらに、維管束植物はシルル紀からデボン紀にかけて出現し、発達した。

シダ植物には維管束が存在するが、現生種では維管束形成層が発達していないため肥大成長をほとんど行わない。したがって、現生種のシダ植物は例えば高木になったとしても樹木には含まれない。現生の裸子植物には、ソテツ類、イチョウ類、針葉樹類、マオウ類が含まれ、いずれも肥大成長を行う。スギ、ヒ

このプレビューでは表示されないページがあります。

2 セルロース

2.1 セルロースマイクロフィブリルの構造

2.1.1 セルロースとは

セルロースはグルコースが β -1,4 結合 (β -1,4 linkage) した直鎖状の(分岐のない)ホモポリマー(単一のモノマーからなる高分子)である。一次構造を図 2-1-1 に示す。 β -1,4 結合しているため隣のグルコース残基は裏返っている。そのため平板状(リボン状)の構造をとることが特徴であり、グルコースが α -1,4 結合したアミロースがらせん状の構造をとることは対照的である。セルロースの分子鎖には向き(極性)がある。図 2-1-1 右端のグルコース単位の 1 位の水酸基は水溶液中において自由に回転し、 α 位、 β 位に位置する。また、あるときはピラノース環(pyranose ring)が開きアルデヒドを生じる。アルデヒドはアルカリ条件下にお

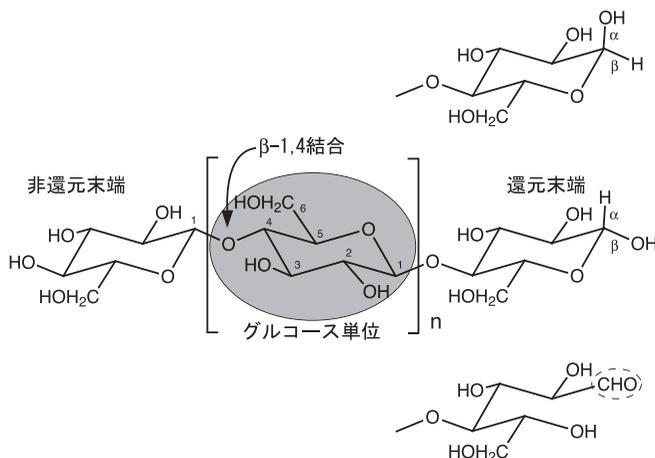


図 2-1-1 セルロースの一次構造

このプレビューでは表示されないページがあります。

3 ヘミセルロース

3.1 ヘミセルロースとは

ヘミセルロース(hemicellulose)は、セルロースおよびリグニンとともに植物細胞壁を構成する主要な高分子成分(多糖)である。セルロースがD-グルコースの β -(1 \rightarrow 4)結合重合体の名称であるのに対し、ヘミセルロースは、木粉やホロセルロースから熱水やシュウ酸アンモニウムなどによって抽出されず、水酸化ナトリウムや水酸化カリウムなどのアルカリ水溶液によって溶出する多糖の総称である。例えばキシロースと4-O-メチルグルクロン酸から構成されるグルクロノキシラン、マンノースとグルコースから構成されるグルコマンナンなどである。

細胞壁においてヘミセルロースは、不均一に分布し、セルロースとは水素結合によって会合し、リグニンとは化学結合(エーテル、エステル、グリコシド結合)して存在する。細胞壁の形成においてヘミセルロースの堆積は、リグニンが堆積する前に開始され、モノリグノール(monolignol)(リグニン生合成前駆物質)が重合する際の環境を提供し、リグニンの不均一構造の形成を誘導するとも考えられている(Terashima 1989; Terashima *et al.* 1993)。

以上のように、ヘミセルロースは細胞壁の三次元構造を決定する重要な要因となる。

このプレビューでは表示されないページがあります。

4 リグニン

4.1 植物の進化とリグニンの構造

4.1.1 化石中及び古代環境でのリグニン

リグニンの存在は、植物の進化と密接に関連しており、菌類や蘚苔類には殆ど存在しないが、より高等な維管束植物門(シダ植物、裸子植物、被子植物)の全てに分布している(坂井 1985)。

シルル紀初期の植物化石の調査・分析により、この植物に束状の管があり、これにリグニン様の成分が含まれていたことから、この管が水の通道細胞であったと想定されている(Niklas & Pratt 1980)。この研究では、熱分解で得られた細胞残物由来のフェノール性アルデヒド類(*p*-ヒドロキシベンズアルデヒド、バニリン)及び芳香族化合物(2-メトキシ-4-ヒドロキシベンズアルデヒド、メチルシリングアルデヒド)が検出され、これらがリグニンまたはリグニン様分解産物であると解釈されている。また、環状から螺旋状の肥厚及び時折見られる末端壁を持つ、並行に整列した結束管が観察されている。これらの結果から、水通道細胞として機能したと考えられる、細胞型の形態学的及び化学的基準を大部分満たしていると判断された。このことから、リグニンが、この頃に形成されるようになったと推定される。

キュウリの実生は、1% O₂ (7.6 mmHg に相当)条件でリグニンを合成することができる。この程度の O₂ 濃度は、およそ中期オルドビス紀に相当し、シルル紀初期に植物がリグニンを合成していた可能性を示唆している(Siegel *et al.* 1972)。実際に、一般的に受け入れられている、木化した維管束組織を持つ最古の陸生植物の標本は、シルル紀の化石である、古生マツバラン(*Psilophyton* 及び *Rhynia*) である。また、最も原始的な陸上植物のリグニンは、グアイアシル核が大部分

このプレビューでは表示されないページがあります。

5 抽出成分

5.1 抽出成分とは

木材を中性の溶媒で抽出することによって得られる多種多様な化合物を総称して抽出成分と呼ぶ。

木材を構成する主要3成分(セルロース、ヘミセルロースおよびリグニン)の化学構造は樹種による変動が少ないのに対し、抽出成分の構成は、樹種によって極めて多様であり、抽出成分は樹種を化学的に特徴付ける成分であるとも言われている。例えば、抽出成分に属する化合物は、木材の色調、におい、耐久性、接着性、薬効等の決定因子となっている。

このように、抽出成分は木材を利用する上で重要な要因となっているが、本書の主題である木質の形成の観点から重要な抽出成分のもうひとつの特徴は、多くの抽出成分の生合成が心材形成と連動しているという点である。木質はセルロースやヘミセルロースの堆積とリグニンの沈着によって骨格が形成された後、心材抽出成分の蓄積を待って初めて生物材料としての完成を見ると言える。特に近年、抽出成分が木材の物理的性質に及ぼす影響に関する研究も進んできた。

以上の観点をふまえ、本章では、抽出成分の化学的性質と生合成を中心に、抽出成分が木材の物理的性質に及ぼす影響、抽出成分の利用方法などについて概説する。

このプレビューでは表示されないページがあります。

6 木質のバイオメカニクス

6.1 水分の吸収と運搬の物理

6.1.1 樹木と水

水は、あらゆる生物にとって必要不可欠な物質である。植物体では、水の吸収は大部分が土壌中から根によって行われる。大きく成長した樹木は、夏の強い日射しのもとでは、1日あたり数十～数百ℓほどの水を土壌から吸い上げる。そして道管(あるいは仮道管)を通じて、樹冠最上部までの数十mを途切れることなく上昇させる。その過程で水は樹体の各部に供給される。樹木が吸収した水は、形成層から分裂した細胞が体積を膨らませるための膨圧源として用いられるほか、養分を運ぶための溶媒として、また呼吸や光合成などの様々な生化学反応の原料や溶媒としても使われる。

根から吸い上げられた水のほとんどは、最終的には葉の気孔(stomata)から蒸発する。これを蒸散(transpiration)という。蒸散は、道管(以下仮道管をも含む)内の水を、重力に逆らって樹冠へと引っ張り上げるための力を引き起こし、また根系から水と栄養塩類を吸収するための原動力を与える。樹体内に残った水の一部は、光合成反応におけるプロトン供給源として消費されるが、それは吸収した水のわずか0.1%にも満たない。物質代謝に必要な水をも考慮に入れたとしても、95%以上の水は単に樹体を通過するだけで大気中に放出される。

6.1.2 植物(樹木)による吸水と運搬の機構

6.1.2.1 水を移動させる原動力と水ポテンシャル

土壌から根へ、根から茎を通して葉へ、葉から大気へと水は移動する。水が移動するのは、異なる2点間において浸透圧差、圧力差、マトリック力(毛管上

このプレビューでは表示されないページがあります。

付 録

付録 1 形成層が木質バイオマスを生産する

石油や石炭など化石資源の大量消費や熱帯林の急激な消失などにより、温室効果ガスである大気中の CO₂ 濃度が上昇している。地球温暖化や急激な気候変動を防ぐためには、石油や石炭など化石資源の利用を可能な限り抑制し、植物バイオマスを再生可能な資源やエネルギーとして、さらに高度利用していくことが重要である。また、東日本大震災以降、原子力発電の安全性に疑問が呈されており、新しいエネルギー政策が求められている。植物バイオマスは、将来の資源やエネルギー確保の中心を担う可能性が高い。植物バイオマスの大半は、木材などの木質バイオマスである。したがって、植物バイオマスを有効利用するためには、木材の特性や形成過程を十分に理解することが必要である。

木材は、樹木の形成層が生産する二次木部の集合体であることから、形成層細胞の分裂速度や分裂期間の違いは木材の生産量を決定する。また、木材の比重、強度、ヤング率、収縮・膨潤率、耐久性などの材質特性は、木材を構成する木部細胞の形態、細胞壁構造、セルロースやリグニンなど細胞壁主成分や抽出成分量、などと密接な関連性がある。したがって、木質バイオマスの量や質は、形成層細胞の分裂活動や形成層細胞由来の木部細胞の分化や細胞死過程など木材の形成機構により直接制御されるといえる。さらに、木部細胞の形態や細胞壁構造は、樹木の CO₂ 固定能力を決定する。したがって、形成層細胞の分裂・分化過程や木材の組織構造について、木材解剖学的手法や樹木生理学的手法を用いて多くの研究が行われており、その概要を本書の 1 章にまとめた。分子生物学的手法を用いた研究により、細胞分裂や細胞分化を制御する遺伝子やタンパク質の解析も進んでおり、近い将来、木材の形成過程を分子育種技術で制御できることも可能になるといえる。

樹木は、伸長成長と肥大成長により樹幹を巨大化させる。樹木とよばれる植

このプレビューでは表示されないページがあります。

略 号 表

本表の略号で、本編中でイタリック表示されている語はその化合物をコードする遺伝子を表す。

略 号	説 明	ページ
ABA	アブシシン酸 (abscisic acid)	480
ACE	アンジオテンシン I 変換酵素 (angiotensin-converting enzyme)	416
ADP	アデノシン二リン酸 (adenosine diphosphate)	32, 193, 230
AEOMT	酸/ヒドロキシシナモイル CoA エステル <i>O</i> -メチルトランスフェラーゼ (acid/hydroxycinnamoyl CoA ester <i>O</i> -methyltransferase)	348
AFM	原子力顕微鏡 (atomic force microscope)	159
AMP	アデノシン一リン酸 (adenosine monophosphate)	408
ANR	アントシアニンレダクターゼ (還元酵素) (anthocyanidin reductase)	438
ANS	アントシアニンシンターゼ (anthocyanidin synthase)	434
AOPP	L- α -アミノオキシ- β -フェニルプロピオン酸 (α -aminooxy- β -phenylpropionic acid)	334
APG	被子植物系統発生グループ (Angiosperm Phylogeny Group)	22, 514
ATP	アデノシン三リン酸 (adenosine triphosphate)	32, 199, 230, 340, 348, 482
BBS	ビベンジルシンターゼ (bibenzyl synthase)	437
Bcs	バクテリアセルロース合成酵素 (bacterial cellulose synthase, BcsA, BcsB)	186
BiFC	二分子蛍光相補法 (bimolecular fluorescent complementation)	196, 204
BLASTP	NCBIが公開しているデータベースの名称	208
C3H	クマール酸 3-ヒドロキシラーゼ (coumarate 3-hydroxylase)	298, 345, 370
C4H	ケイヒ酸 4-ヒドロキシラーゼ (cinnamate 4-hydroxylase)	297, 344, 370
CA5H	コニフェリルアルデヒド 5-ヒドロキシラーゼ (coniferyl aldehyde/alcohol 5-hydroxylase)	298
CAD	シナミルアルコールデヒドロゲナーゼ (cinnamyl alcohol dehydrogenase)	289, 299, 349
CADL	CAD様 (CAD like)	299
CAM 型植物	(crassulacean acid metabolism 型植物)	479
CAOMT	カフェエ酸 <i>O</i> -メチルトランスフェラーゼ (caffeate <i>O</i> -methyltransferase)	346
CBH II	セロビオヒドロラーゼ (cellobiohydrolase II)	152
CCoA3H	クマロイル CoA3-ヒドロキシラーゼ (coumaroyl CoA 3-hydroxylase)	345
CCoAOMT	カフェオイル CoA <i>O</i> -メチルトランスフェラーゼ (caffeoyl CoA <i>O</i> -methyltransferase)	346
CCOMT	カテコール <i>O</i> -メチルトランスフェラーゼ (catechol- <i>O</i> -methyltransferase)	300
CCOMTL	CCOMT 様 (CCOMT like)	300

このプレビューでは表示されないページがあります。

索引

学名

- Acacia mearnsii* 414
Acer nikoense 446
 A. pseudoplatanus 234, 251
 A. rubrum 123, 514
Aglaophyton 281
Agrobacterium tumefaciens 187, 211
Alnus hirsuta 446
Alsophila australiensis 279
Alternaria brassicicola 452
 A. solani 452
Amborella 294
Anthoceros 280
Arabidopsis thaliana 188, 212, 251, 258, 290, 297,
 323, 332, 345, 370, 438
Arundo donax 458
Asteroxylon 281
Betula platyphylla 446
Botrytis cinerea 452
Brassica napo-brassica 288
Broussonetia papyrifera 451
Bursaphelenchus xylophilus 451
Buxus spp. 517
 B. microphylla var. *insularis* 306
Calamites 属 560
Calliarthron cheilosporioides 285
Callixylon 280
Castanea crenata 415
Casuarina stricta 415
Ceratocystis ulmi 453
Cercidiphyllum japonicum 449
Chamaecyparis formosensis 422
 C. obtusa 245
Chloranthus glaber 285
Ciona intestinalis 214
Cladophora 157
Coleochaete 280
Coleus blumei 322
Colletotrichum gloeosporioides 454
 C. graminicola 452
 C. lagenarium 452
Cooksonia 276
Cordaixylon 280
Coriulus versicolor 449
Corynespora asiatica 454
Cryptomeria japonica 449
Cupressus sempervirens 453
Cyamopsis tetragonoloba 261
Dawsonia 278
Delbergia nigra 456
Dendrologotrichum 278
Desmodium uncinatum 438
Dictyostelium discoideum 215
Diospyros spp. 121
 D. kaki 414
Diplodia pinea f. sp. *cupressi* 453
Drimys 属 284
Dryopteris filix-mas 279
Elodea 304
Entomosporium eriobotryae 453
Ephedra sinica 285
Erwinia amylovora 452
Erythrina 288
Eucalyptus gunnii 332, 349
Eucommia ulmoides 430
Firmicutes 289

このプレビューでは表示されないページがあります。

● 編者紹介 (①生年、最終学歴、学位 ②現所属、肩書 ③専門分野 ④著書・論文)

福島和彦 (Kazuhiko FUKUSHIMA) 4章編集担当

① 1961年生、名古屋大学大学院農学研究科博士後期課程修了、農学博士 ② 名古屋大学大学院生命農学研究科生物圏資源学専攻、教授 ③ リグニン化学、細胞壁形成 ④ “木質の化学”(文永堂出版、2010)(共著)、“グリーンバイオケミストリーの最前線”(シーエムシー出版、2010)(共著)、“Biopolymers, Vol. 1.”(Wiley-VCH Verlag, 2001)(共著)

船田良 (Ryo FUNADA) 1章編集担当

① 1960年生、東京農工大学大学院連合農学研究科博士課程修了、農学博士 ② 東京農工大学大学院農学研究院、教授 ③ 木材生物学、樹木生理学、環境資源科学 ④ “樹木生理生態学”(朝倉書店、2004)(共著)、“Plant Microtubules: Development and Flexibility”(Springer-Verlag, 2008)(共著)、“木質の構造”(文永堂出版、2011)(共著)

杉山淳司 (Junji SUGIYAMA) 2章編集担当

① 1959年生、京都大学農学研究科修士課程修了、東京大学農学博士 ② 京都大学生存圏研究所 生存圏診断統御研究系 バイオマス形態情報分野、教授 ③ セルロース科学、木材解剖学 ④ “セルロースの科学”(朝倉書店、2003)(共著)、“セルロースの事典”(朝倉書店、2000)(共著)、“木質の化学”(文永堂出版、2010)(共著)、“木質の構造”(文永堂出版、2011)(共著)

高部圭司 (Keiji TAKABE) 3章編集担当

① 1955年生、京都大学農学研究科博士課程修了、農学博士 ② 京都大学大学院農学研究科森林科学専攻、教授 ③ 樹木細胞学、細胞壁形成 ④ “木質の構造”(文永堂出版、2011)(共著)、“Wood Formation in Trees”(Taylor & Francis Inc., 2011)(共著)

梅澤俊明 (Toshiaki UMEZAWA) 5章編集担当

① 1957年生、京都大学大学院農学研究科修士課程修了、農学博士 ② 京都大学生存圏研究所 生存圏診断統御研究系 森林代謝機能化学分野、教授 ③ 樹木代謝機能化学 ④ “Diversity in lignan biosynthesis”, *Phytochem. Rev.* **2**, 371-390(2003)(単著)、“The subunit composition of hinokirsinol synthase controls geometrical selectivity in norlignan formation”, *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **104**, 21008-21013 (2007)(共著)、“Characterization of Arabidopsis thaliana Pinorensin Reductase, a new type of enzyme involved in lignan biosynthesis”, *J. Biol. Chem.* **283**, 15550-15557 (2008)(共著)

山本浩之 (Hiroyuki YAMAMOTO) 6章編集担当

① 1961年生、名古屋大学大学院農学研究科修士課程修了、博士農学、博士工学 ② 名古屋大学大学院生命農学研究科、教授 ③ 細胞壁物理学、細胞壁力学 ④ “Generation mechanism of growth stresses in wood cell walls: Roles of lignin deposition and cellulose microfibril during cell wall maturation”, *Wood Sci. Technol.* **32**, 171-182 (1998)(単著)、“Origin of the biomechanical properties of wood related to the fine structure of the multi-layered cell wall”, *Trans. ASME J. Biomech. Eng.* **124**, 432-440 (2002)(共著)、“Origin of characteristic hygro-mechanical properties of gelatinous layer in tension wood from Kunugi Oak (*Quercus acctissima*)”, *Wood Sci. Technol.* **44**, 149-163 (2010)(共著)

英文タイトル
Secondary Xylem Formation
— Introduction to Biomass Science —
2nd edition
edited by
K. Fukushima, R. Funada, J. Sugiyama,
K. Takabe, T. Umezawa and H. Yamamoto

もくしつのけいせい
木質の形成 第2版
バイオマス科学への招待

発行日 ————— 2003年3月31日 初版第1刷
2011年10月30日 第2版第1刷

定 価 ————— カバーに表示してあります

編 集 ————— 福 島 和 彦
船 田 良
杉 山 淳 司
高 部 圭 司
梅 澤 俊 明
山 本 浩 之

発 行 者 ————— 宮 内 久



海青社
Kaiseisha Press

〒520-0112 大津市日吉台2丁目16-4
Tel. (077)577-2677 Fax. (077)577-2688
<http://www.kaiseisha-press.ne.jp>
郵便振替 01090-1-17991

● Copyright © 2011 K. Fukushima, R. Funada, J. Sugiyama, K. Takabe, T. Umezawa and H. Yamamoto ● ISBN978-4-86099-252-1 C3350 ● 乱丁落丁はお取り替えいたしません ● Printed in JAPAN

本書のコピー、スキャン、デジタル化等の無断複製は著作権法上での例外を除き禁じられています。本書を代行業者等の第三者に依頼してスキャンやデジタル化することはたとえ個人や家庭内の利用でも著作権法違反です。