



Title	生長によるエゾミヤコザサ細胞壁構成成分の変化
Author(s)	三宅, 基夫; MIYAKE, Moto; 奥山, 寛 他
Citation	北海道大學農學部 演習林研究報告, 31(1), 115-128
Issue Date	1974-07
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/20937
Type	departmental bulletin paper
File Information	31(1)_P115-128.pdf



生長によるエゾミヤコザサ細胞壁 構成成分の変化*

三宅基夫** 奥山 寛** 寺沢 実**

The Changes in Growth of Cell Wall Components
of Ezo-miyako-zasa, *Sasa apoiensis* NAKAI

By

Moto MIYAKE**, Hiroshi OKUYAMA**
and Minoru TERAZAWA**

目 次

1. 緒 言	115
2. 試料と実験	117
2.1 試 料	117
2.2 比重の測定と組織の形態の観察	117
2.3 成分分析	117
2.4 グルコース- ¹⁴ C(U)の取り込みと、放射活性の測定	118
3. 結果と考察	118
3.1 生長による組織の形態と比重の変化	118
3.2 生長による成分組成の変化	121
3.2.1 抽出物	121
3.2.2 リグニン	121
3.2.3 多糖類	123
3.3 生長による細胞壁構成成分へのグルコース- ¹⁴ C(U) の取り込み	124
4. 結 論	126
文 献	126
Summary	127

1. 緒 言

木質化した植物をパルプ原料として利用する場合、生成されたパルプ中のヘミセルロースは、収率や性質に大きな影響を持つ¹⁻³⁾。このため、細胞壁に含まれるヘミセルロースの種類

* Received Dec. 15, 1973.

** 帯広畜産大学 林産化学教室

Laboratory of Forest Products Chemistry, Obihiro University, Obihiro, Hokkaido, Japan.

およびその量の知識が重要であるが、それと同時に、パルプ化中でのヘミセルロースの挙動に大きな影響を持つと考えられる細胞壁中での分布とその形態が重要である。

一般に、高等植物のヘミセルロースは、細胞壁内で、そのマトリックス部分を構成していると考えられているが、藻類などでは配向の結晶構造を作っているものも知られており⁴⁾、必ずしも明確にされていない。このため、樹木細胞壁のヘミセルロースの分布について、種々な方法で追究されている。1950年代には、ASUMAA らが⁵⁾、ヘミセルロースとセルロースの反応性の差を利用し、特殊な試薬による染色や、部分酸化後の染色などの方法と顕微分光の手法で多くの研究を行い、一般的にいて、木材ヘミセルロースは細胞壁の外層部に多いと報告している。しかし、この方法では、易反応性部分が必ずしもヘミセルロース部分であるという保証はないし、また、ヘミセルロースの種類についての解析は出来ない。その後、清水らは⁶⁾ 木材繊維細胞をニトロ化し、アセトンで表面から順次に溶解させて追究し、キシラン、マンナン共にほぼ均一に分布しているのではないかと結論づけており、また、KALLMES も⁷⁾ Spruce 材のSP繊維を叩解することにより、PとS₁層に富む部分と、S₂層に富む部分とに分離し、分析して、同様にヘミセルロースの分布はほぼ均一であると述べている。また、MEIER は⁸⁾、樹木の細胞壁は生長にともない外層から順次生長して行くと考えられることから、生長期において、形成層部位よりの生長段階の相違により、細胞壁の厚さの異なる細胞を分別し、分析することにより、細胞壁における多糖類の分布を解明するという巧妙な手段を用いて、広葉樹、針葉樹について、M+P層、S₁層、S₂層、S₃層の各層別に多糖類組成の特色を明らかにしている。しかし、このMEIERの方法の前提条件は、細胞壁は順次層状に形成され、いったん形成された細胞壁の各層の多糖類組成は変化しないということであるが、これには疑問がある。

また一方、樹木組織の生長による成分変化についての報告も多数あるが¹⁰⁻¹³⁾、これらの多くは単に生長に伴う年輪数により分割することにより調べた成分変化で、細胞壁構成成分がいったん形成された後に変化したのか、あるいは、生成する年代の相違によるものか明確でない。しかし、KREMER らは^{14,15)}、形成されつつある樹木組織を、ペクチンを指標値とし分析し、生長による変化を追究して、生長年次内の変化とともに、前年度形成の成分組成の変化も示している。この結果は、細胞壁は肥厚の生長を完了させた後にも成分組成に変化があるのでないかということ推察させている。

以上のことをふまえて、樹木細胞壁を構成する多糖類の高次構造を解明することを最終の目的として、はじめに、細胞壁構成成分の変化を細胞壁の生長との関連において明確にすることを試みた。

このため試料として、広葉樹材細胞壁と近似の成分組成を持ち、1年で生長が完了し^註、閉鎖維管束組織であるため稈の肥大生長がないので、同一生長段階の細胞集団が容易に正確に得

註 帯広地方に自生するエゾミヤコザサは1年生で、葉をつけたまま越冬はするが、翌年には生長が見られず、7月には枯死し、完全に新しい個体と入れ替る。

られるとともに、比重を測定することにより細胞壁を構成する実質が容易に算定出来る、などの利点を持つエゾミヤコザサを用いて本実験を行った。

2. 試料と実験

2.1 試料

試料のエゾミヤコザサは、帯広畜産大学構地内に自生したものをを用いた。地下基部より発生した新生のササで頂部の葉が完全に開かない稈長 20 cm 程度のササを 6 月 16 日に採取したものを段階 1 とし、11 月 4 日に採取したもので、10 段階の生長段階の異なる試料を作った。段階 1 では頂部を手で持ち、引き抜いて採取したが、他は地上第 1 節下部で切断して採取した。採取は午前 9 時頃行い、切口を水に挿し持ち帰り、段階 1 では最下部の節間を、段階 2 以降は第 1 節と第 2 節の節間部を試料とした。その際、約 20 本分を比重測定用に、2 本を組織の形態の観察用に、5 本を成分分析用に、1 本をグルコース- ^{14}C (U) の取り込み実験の試料にそれぞれ当てた。

2.2 比重の測定と組織の形態の観察

比重は稈の中空髓部を除いた内部のみを、最大水分含水率法により求めた。すなわち、稈を小刀で割り、水を入れたビーカーに浸漬、減圧と常圧を交互にくり返し、完全に水分を飽和させ重量を求めた。これを 105°C で乾燥し、絶乾重量を求め、下式により計算した。なお真比重は、先に報告した溶液懸濁法による値により、段階 1 の値として、1.45、他はすべて、1.48 を用いた^{16,17)}。

$$SG = \frac{1}{\frac{m_m - m_0}{m_0} + \frac{1}{SG_z}}$$

但し、SG: 比重 (絶乾重量/生容積)

SG_z: 真比重

m_m: 水分飽和状態における重量

m₀: 絶乾重量

組織の形態の観察には光学顕微鏡および偏光顕微鏡を用いた。なお光学顕微鏡による観察では、木質化の程度を見るため、フロログルシン-塩酸で染色したが、顕微鏡写真撮影のためには、サフラニンで染色した試料を用いた。

2.3 成分分析

前記の時期別に採取した試料をかみそりの刃で約 1.5 mm に輪切りにし、約 20 倍量の 70% エチルアルコールを加え、約 80°C の湯浴中で加熱、5~6 回抽出した。アルコール抽出済み試料は、減圧乾燥後小型ウイリーミルで、40~80 メッシュに粉碎し、ついで 200 倍の水を加え 2 時間沸騰浴中で加熱、熱水で洗浄し減圧乾燥し、つぎの細胞壁構成成分分析用の試料とした。

熱エタノール抽出液は、減圧濃縮し、五酸化リンデシケーター中で乾燥、抽出物量を求めた。しかし、熱水抽出量の定量は、抽出前後の減量を定量することによった。

抽出済み試料は、構成糖分析のため、SAEMANらの法¹⁹⁾で加水分解し、分解糖液は、BORCHARDTSらの法²⁰⁾に準拠し、還元、アセチル化しガスクロマトグラフィにかけた。定量のためのピーク面積の測定は、半値幅法により、myo-イノシトールを内部標準物質として使用した。なお、加水分解の際の残渣は定量し、リグニン量とした。また、硫酸の中和はアニオン交換樹脂アンバーライト IRA 410 (CO₃型)を用いた。

2.4 グルコース-¹⁴C(U)の取り込みと、放射活性の測定

径50 mmのシャーレの底に濾紙をひき、グルコース-¹⁴C(U) (第一化学薬品製、比放射能5.0 mci/m mol)を30 μ ci/mlになるように溶解した水溶液1 mlを加え、これに約1.5 mmの輪切した試料を重ねないように並べ、濾紙で覆い、室内で、室温で24時間(午前9時30分～翌9時30分)処理し、グルコース-¹⁴C(U)の取り込みを行わせた。なお、途中で水分が不足するので、1 mlの蒸溜水を加えた。

処理終了後、冷水で手早く洗い、前記の成分分析と同じ抽出処理を行った。抽出済み試料の加水分解操作も同様であったが、濃縮糖液は、1 mlの50%エチルアルコール溶液とし、構成糖の分離は、ペーパークロマトグラフィによった。すなわち、40×40 cmの東洋濾紙No.51を用い、中央部と両端にガイド部分を取り、その間の15 cmの部分2カ所に、それぞれ0.2 mlの糖液をつけ、n-ブタノール、ピリジン、水(10:3:3)の展開溶媒で、下降法で24時間展開した。展開済み濾紙は、ガイド部分をo-アミノジフェニールで発色させ、所定の糖部分を定め、水で抽出、減圧で0.5 mlに濃縮し、放射活性測定糖液とした。また、この構成糖には、ガスクロマトグラフィの結果よりマンノースの存在が認められなかったし、ペーパークロマトグラフィの結果では、ガラクトースとグルコース、アラビノースとキシロースの分離がそれぞれよくなかったので、ヘキソース部分(ガラクトース+グルコース)ペントース部分(アラビノース+キシロース)の2つに画分しただけである。なお、分離しない濃縮糖液0.1 mlも、全糖類の放射活性測定の試料とした。

放射活性の測定は、液体シンチレーションカウンター(堀場製作所製、LS500)によった。液体シンチレーターの組成は、ジオキサン1 l, POPO 7 g, POPOP 0.3 gであり、測定の際バイアル瓶に添加した量は10 mlであった。

また、加水分解残渣としてのリグニンは、粉末の状態バイアル瓶に入れ、糖の場合と同様の操作で放射活性を測定した。

3. 結果と考察

3.1 生長による組織の形態と比重の変化

稈の肉質部の中央部付近にある維管束組織の師管に近い繊維細胞および柔細胞の生長段階

別の代表的部分を写真1~6に示した。光学顕微鏡による写真であり、また、個体差もあると考えられるので必ずしも明瞭でないが、発生後約1カ月の段階3で細胞壁の肥厚の生長はほとんど完了しているように見える。また、このことは偏光顕微鏡による観察でも見られ、発生直後の段階1で、すでに繊維細胞壁だけでなく柔細胞壁にも弱い偏光が見られ、配向構造のセルロースがすでに生じ始めていることを示していた。それ以後の段階2からは強い偏光を示し、段階の進行による差は観察出来ず、細胞壁の肥厚の生長は非常に早いことを推察させた。

しかし、フロログルシン呈色反応によるリグニンの観察では、段階1では道管にわずかに呈色が見られただけであり、段階2, 3では維管束部を中心として呈色の進行が見られたが、柔組織細胞壁などの呈色は少なく、リグニン化が細胞壁の肥厚生長より遅れていることがわかった。

また、柔細胞の内容物をヨード度液で呈色させて見ると、段階7以降では呈色される粒子が見られた。このでん粉粒と見られる粒子の数は次第に増加し、最終段階では著量が観察された。

生長による比重の変化は、第1表に成分組成の変化とともに記した。比重は段階4までは急速に増加し、6以降は増加が見られない。緒言で述べたが、ササは閉鎖維管束組織であるので、稈の肥大生長はない。このため、比重は常に組織全体の実質を示している。もちろん組織の実質としては、抽出成分として定量されるような細胞内の成分も影響されるが、基本的には細胞壁構成の成分と考えられる。この細胞壁実質について後で詳細に検討することになるが、

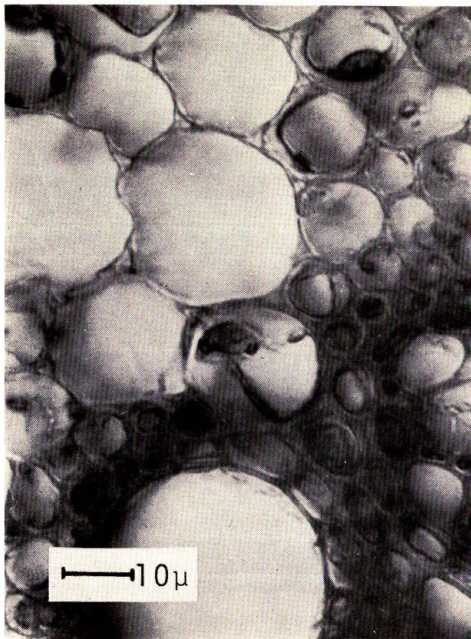


写真1 生長段階1

Photo 1. Growth stage 1.

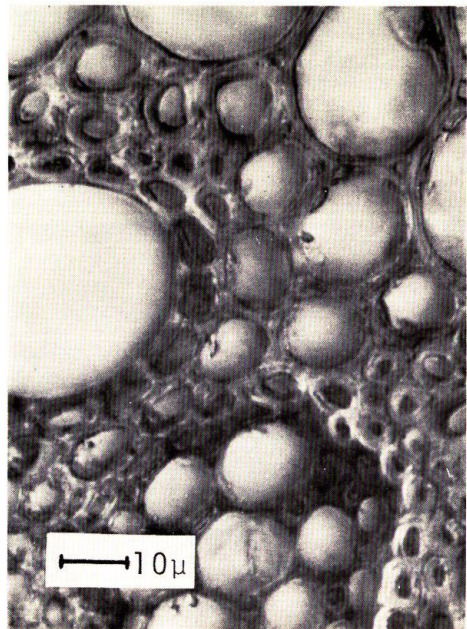


写真2 生長段階2

Photo 2. Growth stage 2.

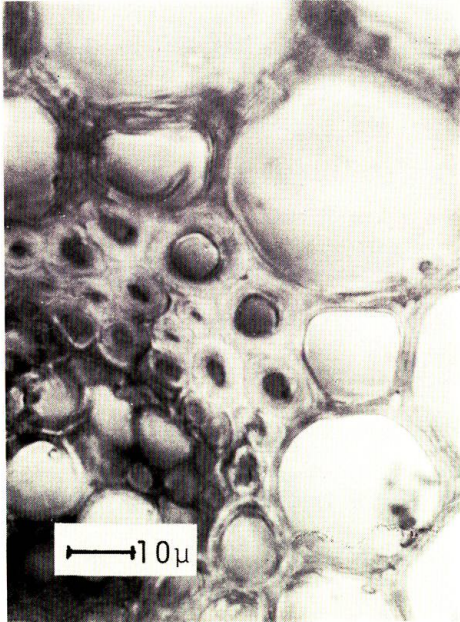


写真 3 生長段階 3
Photo 3. Growth stage 3.

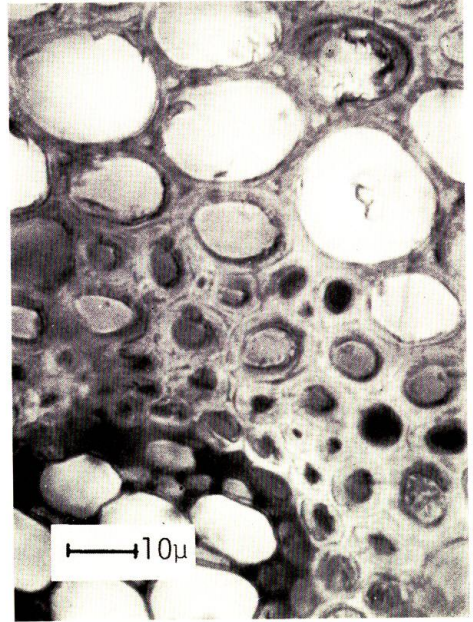


写真 4 生長段階 4
Photo 4. Growth stage 4.



写真 5 生長段階 6
Photo 5. Growth stage 6.

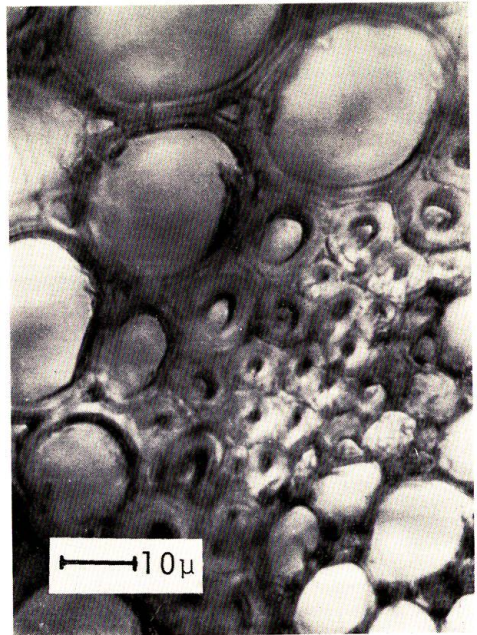


写真 6 生長段階 10
Photo 6. Growth stage 10.

第1表 生長段階の違いによる比重と成分組成

Table 1. Specific gravity and chemical components in different growth stages of Ezo-miyakozasa

試料 Samples		比重 Specific gravity	抽出物 Extractives (%)			細胞壁構成成分 Chemical components of cell wall (%)						成分計 Total of components
生長段階 Growth stages	採取日 Sam-pling, Date		熱70% エタノール 70%- Hot- ethanol	熱水 Hot- water	計 Total	リグニン Lignin	多糖類 Polysaccharides				計 Total	
							アラビナン Ara- binan	キシラン Xylan	ガラクトサン Gala- ctan	グルカン Glucan		
1	6-16	0.14	30.8	4.7	35.5	4.6	2.4	19.1	0.3	23.4	45.2	85.3
2	7- 5	0.24	10.5	2.8	13.3	10.5	1.8	23.7	0.3	32.5	58.3	82.1
3	7-15	0.29	9.9	2.9	12.8	14.8	1.7	21.7	0.4	33.5	57.3	84.9
4	8- 3	0.36	8.0	3.5	11.5	16.1	1.9	21.1	0.5	33.1	56.6	84.2
5	8-18	0.35	7.7	2.9	10.6	17.7	1.8	21.6	0.6	34.6	58.6	86.9
6	8-28	0.38	9.2	2.6	11.8	17.3	1.8	22.1	0.5	34.9	59.3	88.4
7	9- 7	0.38	10.1	3.9	14.0	17.1	1.6	21.1	0.3	33.2	56.2	87.3
8	9-18	0.40	9.9	6.2	16.1	17.2	1.2	20.9	0.3	33.5	55.8	89.1
9	10- 6	0.37	9.5	4.0	13.5	17.0	1.3	22.1	0.4	34.5	58.3	88.8
10	11- 4	0.38	9.5	4.1	13.6	17.3	1.4	21.7	0.3	34.1	57.5	88.4

段階3から5までの比重の増加は、抽出物量がむしろ減少していることや、顕微鏡による観察で細胞壁の肥厚の生長だけによることが考えにくいので、細胞壁自身の密度の増加によることが考えられる。密度の増加の原因としては、細胞壁にリグニンが沈着する木質化が考えられるが、同時に、一部は多糖類が細胞壁中で増加することも考えてよいと思う。

3.2 生長による成分組成の変化

3.2.1 抽出物

抽出物量の生長による変化は構成比として第1表に示されている。ササは皮層部および維管束部に分布する繊維細胞に比して、柔組織細胞の比率が高いので抽出物量が多い。この量は段階5において最低値を示し、以後増加する。前の減少は細胞壁構成成分の増加により相対的に低下したため、後の増加は貯蔵物の増加と考えられる。以前に報告したが¹⁶⁾、段階7以降の熱水抽出物の1/3~1/2はでん粉と推察される。

3.2.2 リグニン

リグニン量の生長による変化を組成比として第1表に示した。段階5以降組成比としては一定の値となった。なお、段階1におけるリグニン量は、先にのべた組織の呈色反応の結果より見て多すぎる。これは、リグニンを硫酸法で定量する場合、蛋白質などが多量に存在すると、これと縮合反応を起し過大な値を示すことが知られているが¹⁰⁾、その結果と思われる。

度々記載したが、ササの稈は肥大生長しない、また、この試料では上伸生長も段階2で90%以上完成していた。このため段階2以降の試料とした第1節間は、上伸生長も完了していると考えてよい。故に、各段階までに生成された細胞壁を構成する成分の量は、各段階におけ

第2表 各生長段階までに生成されるリグニン量と多糖類量およびその構成比

Table 2. Lignin and polysaccharides contents produced until each growth stage and the ratio of their components

試料 Samples		リグニン Lignin	多 糖 類 Polysaccharides							
生長 段階 Growth stages	採取月日 Sampling, Date	各段階まで* に生成された 量, g/100 cm ³	各段階まで* に生成された 量, g/100 cm ³	構 成 比 Composition ratio (%)				ペントサン とヘキソサ ンの比 Ratio of pentosan to hexosan (%)		
		Amounts produced until each stage	Amounts produced until each stage	ペントサン Pentosan		ヘキソサン Hexosan				
				アラビナン Arabinan	キシラン Xylan	ガラクトタン Galactan	グルカン Glucan			
1	6-16	0.64	6.4	5.3	47.5	42.2	0.7	52.5	51.8	90.5
2	7-5	2.52	13.9	3.1	43.7	40.6	0.5	56.3	55.8	77.6
3	7-15	4.29	16.6	3.0	40.9	37.9	0.7	59.1	58.4	69.2
4	8-3	5.80	20.4	3.4	40.7	37.3	0.9	59.3	58.4	68.6
5	8-18	6.20	20.5	3.1	40.0	36.9	1.0	60.0	59.0	66.7
6	8-28	6.57	22.6	3.0	40.2	37.3	0.8	59.8	58.9	67.2
7	9-7	6.50	21.4	2.9	40.4	37.5	0.5	59.6	59.1	67.8
8	9-18	6.88	22.3	2.1	39.5	37.4	0.5	60.5	60.0	65.3
9	10-6	6.29	21.6	2.2	40.1	37.9	0.7	59.9	59.2	66.9
10	11-4	6.57	21.9	2.4	40.2	37.8	0.5	59.8	59.3	67.2

* 第1表のリグニンおよび多糖類量と比重の積で求めた。

* Calculated values are the product of lignin and polysaccharides contents by specific gravities of each stage in the Table 1.

る比重と、各組成の構成比の積を作ると、試料 100 cm³ 当りの g で与えられる。第2表にこのリグニン量を、多糖類の値と共に示した。なお、段階1から2まででは、ある程度の上伸生長が考えられたが、便宜的に同一の取り扱いとした。

また、この各段階までに生成された量の差を取れば、期間中に生成された量が求められ、その値を期間の日数で割れば1日当りの平均生成量が求められる。これも多糖類のそれと同時に第3表に示した。また、第2表により段階6以降は、両者共に増加がないと考えられたので第3表にはこの部分の値はない。段階4から5への変化で、あとでのべるが糖量の定量値の差が0.1と非常に小さかったので、構成糖比の計算で、大きな誤差と思われる値を生じたので段階5は省略し、段階4から6までの変化量として表示した。

第3表の結果、1日当りのリグニン生成量は段階2~3で最大値を示した。これは比重が最大となる時期より早かった。しかし、多糖類の生成の最も盛んであるのは段階1~2であるの

第3表 一定期間中に生成されるリグニン量と多糖類量
およびその構成比

Table 3. Lignin and polysaccharides contents produced during given periods and the ratio of their components

試料 Samples			リグニン Lignin		多糖類 Polysaccharides						
生長段階 Growth stages	期間 Periods		期間中に* 生成された量, g/100cm ³ / Amounts produced during each period	1日に生 成された 量, g/100cm ³ / 日 Amounts produced per day	期間中に* 生成された 量, g/100cm ³ / 日 Amounts produced during each period	1日に生 成された 量, g/100cm ³ / 日 Amaunts produced per day	構成比 Composition ratio (%)				ペントサ ンとヘキ ソサンの 比 Ratio of pen- tosan to hexosan (%)
	月日~月日 Dtea~Date	日数 Days					ペントサン Pentosan		ヘキソサン Hexosan		
							アラ ビナン Ara- binan	キシ ラン Xylan	ガラ クタン Gala- ctan	グル カン Glu- can	
1	6-16		0.64		6.4		47.5 5.3 42.2	52.5 0.7 51.8	90.5		
1~2	6-17~7- 5	19	1.88	0.10	7.5	0.39	40.4 1.2 39.2	59.6 0.3 59.3	67.8		
2~3	7- 6~7-15	10	1.77	0.18	2.7	0.27	26.5 2.5 24.0	73.5 2.9 70.6	36.1		
3~4	7-16~8- 3	19	1.51	0.08	3.8	0.20	39.9 5.2 34.7	60.1 0.9 59.2	66.4		
4~6	8- 4~8-28	25	0.77	0.03	2.2	0.09	37.1 0.3 36.8	62.9 0 62.9	59.0		

* 第2表の各段階までに生成されたリグニンおよび多糖類量を次段階での生成量より差引いて求めた。
* Calculated values are the subtraction of lignin and polysaccharides productions of each stage from those of the next stage in the Table 2.

で1段階遅れている。このことは、細胞壁構造がある程度出来てからリグニンの沈着が生ずるとい結果¹⁴⁾とよく一致していると思う。また、段階3以降もかなりの生成量がある。このことの解析は多糖類の生成に関する考察と合せ、後で一括してのべる。

3.2.3 多糖類

細胞壁を構成する中性多糖類の各生長段階における組成比は第1表に示されている。この値は、実験の項でのべたが、ガスクロマトグラフィ分析において、myo-イノシトールを内部標準物質として算出した値である。この値と、抽出物、リグニン量の合計は、段階8で最大値89.1になったが、全般的に低い。この原因の多くは、この定量法では酸性糖が定量出来ないことが原因していると思われる。しかし、木材を分析した場合は、合計値として90%以上の値を与えることから、ササはペクチンやヘミセルロースに起因する酸性糖残基が多いことが推察され、今後は、この酸性糖残基の定量法の確立が必要である。

また、初期の段階の方が総計値が低いことから、酸性糖の中性糖に対する比が大きいことを推察させる。この原因はペクチンの存在量が相対的に多いことに起因していると思われる。

第2表には、リグニンの場合と同様に、各段階までに生成された糖量と、総量を100としたときの構成糖類の組成比を示した。また第3表には、この結果より各段階の期間中に生成された糖量および組成比を示した。リグニンの項でのべたが段階5は省略し、段階4以降は段階

6までの変化で示した。しかし、この場合も構成糖別に見ると、ガラクトランの生成量が負を示したが、この値を0として、差はグルカンの値で補正し、総計を100とした。このような結果を示したのは、試料の個体差や、糖定量法の誤差の大きいことが原因しており、これが積算されるためにより誤差を大きくしていると考えられる。特に構成組成比が小さい糖の場合に誤差が相対的に大きい。

WARDROPによれば²¹⁾、樹木の形成層部位で新生される細胞は、形成層部位から6~12個でS₃層まで作られるとのべているし、緒言で記したMEIERの報告でも⁹⁾、細胞数は明確にされていないが、示されている偏光顕微鏡写真で推定すれば、S₃層形成まで20細胞程度と考えられる。また、KENNEDYら²²⁾によれば、針葉樹材では約1週間で20細胞程度の新生細胞の生成を報告している。これらのことや、前述の細胞形態の観察の結果などから総合して、エゾミヤコザサの場合新生後1カ月の段階3では十分細胞壁の肥厚生長の完了が考えられ、また、もしそれ以後肥厚の生長があったとしてもそれ程大きくないと思われる。しかるに、第3表の多糖類の生成量を見ると、段階3以後6までに、段階3以前の生成量の約30%が生成されていることになり、これがすべて細胞壁肥厚の生長であるとは考えられない。故に、この多くは多分細胞壁の実質の充実に使われたと考えるべきと思う。

また、この段階3~4では、段階2~3のときよりペントサンの構成比が増加しており、また、ヘキソサンとの比で比較すれば約2倍となっている。段階4~6でもその傾向が見られ、段階2~3のときよりヘキソサンとの比が高い。

この細胞壁の生長の終期において、ペントサン生成量の増加する現象は、グルコース-¹⁴Cの取り込み実験でも確認したので、次項でその考察をする。

3.3 生長による細胞壁の構成成分へのグルコース-¹⁴C(U)の取り込み

生長段階の異なる試料に同一条件でグルコース-¹⁴C(U)を取り込ませ、細胞壁構成成分への¹⁴Cの取り込み量の変化を第4表に示した。リグニン、多糖類の両画分共に生長初期に取り込み量が多く、次第に少なくなる。この量の変化の傾向は、多糖類において第3表の1日の生成量の傾向とよく一致した。また、細胞壁の生長が終了すると考えられた段階6において、取り込み量が急に少なくなるが、このときの量とほぼ同程度の取り込みが段階10まで続く。

構成多糖類別に見ると、段階1, 2ではヘキソース画分への取り込みが多いが、段階3~6にかけペントース画分へ多く取り込まれ、この時期にペントサン生成の活性が高まっていることを確実に示している。このことは前にのべた第3表で、ペントサンの生成が段階3~4および4~6において増加している結果と一致している。しかし第3表の場合、ペントサンの生成量はヘキソサンの約1/2であることから、第4表に示されるグルコース-¹⁴C(U)のペントサンへの取り込み率は異常に高い。この原因については、試料を切断して取り込ませているためか、または正常な代謝物以外の物質を取り込ませることから生ずるのかよく分らないが、¹⁴C化合物の取り込み実験だけで定量的な結果を導くことは注意しなければならないことがわかった。

第4表 グルコース-¹⁴C(U)を取り込ませた細胞壁構成成分の比放射能

Table 4. Specific radio activities of each cell wall component incorporated with glucose-¹⁴C(U)

試料 Samples		細胞壁構成成分の比放射能 Cpm/μg Specific radio activities of cell wall components				構成成分の放射能活性比 (%) Ratio of specific radio activities each chemical component	
段階 Stages	採取月日 Sampling, Date	リグニン Lignin	多糖類 Polysaccharides			ペントサン/ ヘキソサン Ratio of pentosan to hexosan	リグニン/ 全多糖類 Ratio of lignin to whole polysac- charides
			全体 Whole Palysac- charides	ペントサン (アラビナン +キシラン) Pentosan (Ara.+Xy.)	ヘキソサン ガラクトタン+ グルカン Hexosan (Gal.+Glu.)		
1	6-16	21.08	217.30	200.04	236.00	84.8	9.7
2	7- 5	8.51	36.96	36.54	37.02	98.7	23.0
3	7-15	8.31	28.71	32.51	29.53	110.1	28.1
4	8- 3	8.05	27.53	32.18	27.08	118.8	29.7
5	8-18	6.87	22.68	25.41	12.46	203.9	30.3
6	8-28	2.31	13.33	16.08	11.48	140.1	17.3
7	9- 3	2.50	14.88	8.77	13.42	65.4	16.8
8	9-18	0.98	8.67	4.84	11.37	42.6	11.3
9	10- 6	1.30	13.45	9.52	17.21	55.3	9.7
10	11- 4	0.73	8.37	4.91	12.02	40.9	8.7

また、これと同じように、ペントサン合成の活性が高まっていると思われる時期に ¹⁴C がヘキソサン画分に比してペントサン画分に大きすぎる値で取り込まれる現象を、シラカンバを試料とした場合にも見出している²³⁾。

これまで述べて来たことを総合して考えられることは、段階3以後生成される多糖類の大部分、特にペントサン部分は、細胞壁の肥厚に関与するのではなく、細胞壁の実質の充実に関与しているのではないかということである。即ち、段階3までで細胞壁を完成させ、その後多分細胞壁の非結晶構造部分にリグニンなどと共にヘミセルロースが沈着するということである。

植物細胞壁構成多糖類の生成機構に関して、ヌクレオチドジリン酸糖を経過して重合されることが解明されており^{24-26,30,31)}、また、各種糖残基への異性化も、ヌクレオチド糖の形で行われることがわかっている^{26,29-31)}。また、これらの生合成を行う細胞内の器官として、ゴルジ体が考えられ、このゴルジ体において多糖類に重合され胞球により原形質膜に移送され、膜外に放出され、細胞壁の最内層に沈着すると考えられている^{25,26,30,31)}。以前はヘミセルロースのみがこの機構で生成し、セルロースは、原形質内に存在するGDP-グルコースが直接膜外表面の顆粒により重合、配向構造を取り細胞壁を構成する、と考えられていたが、最近セルロースもヘミセルロースの生成機構と同様に、ゴルジ体で形成され、胞球で移動するという報告もある²⁷⁾。

しかし、これらのゴルジ体ですべての多糖類が合成されるという考え方は、この実験で推察される細胞壁中で多糖類の増加する現象は、いったん形成された高分子の多糖類が細胞壁内を移動すると考えねばならない。また、Ray は²⁸⁾、グルコース-³H をカラスムギやエンドウの組織に取り込ませ、放射活性が細胞の内がわの表面部だけでなく、すでに出来ている細胞壁の内部に取り込まれていることをラジオオートグラフィの結果で見出している。さらに、細胞壁内に酵素系が存在する可能性についても論議されているし³⁰⁾、実際に、リグニンは、前駆体の生成部位については別として、最終的な重合は細胞壁内で起っていると考えられることから、多糖類も前駆体の形で細胞壁中を移動し、細胞壁内で重合する可能性はあり得る。

また、前述の多糖類生合成機構の研究は、いずれも若い組織について行われた結果である。細胞壁の生長が終了したと考えられる段階6以降も、¹⁴C の取り込みが見られたことは、この時期においても多糖類の合成能力があることを示している。このことも、別の見方からすれば、細胞壁中で多糖類が重合している可能性があるという推論を助けていると思う。

4. 結 論

エゾミヤコザサの細胞壁は、細胞壁の肥厚の生長が完了したと考えられる時期に、ペントサン合成の活性が高くなる時期がある。この時期に生成されるヘミセルロースは、多分細胞壁を肥厚させるのではなく、細胞壁の非結晶構造部分に沈着する形で、細胞壁の実質を充実させるために生成されていると思われる。また、細胞壁構成成分の合成能力は、かなり長い期間にわたり維持されている。

これらのことから、細胞壁は肥厚の生長が完了した後も構成成分を変化させていると考えられる。

文 献

- 1) HAMILTON, J. K.: The behaviour of wood carbohydrate in technical pulping processes. Proceeding of the wood chemistry symposium, p. 197 (1962), Butterworths, London.
- 2) 三宅基夫: 北海道産広葉樹材のクラフトパルプに関する研究. 帯広畜産大学研究報告第1部, 8, 105 (1973).
- 3) 川瀬 清・沢田 豊・和田正三: 1) リグニンとヘミセルロースがパルプの性質におよぼす影響. 北大演習林報告, 25, 265 (1967).
- 4) 西沢一俊・三輪知雄: 藻類の細胞膜の化学. 蛋白質核酸酵素, 8, 173 (1963).
- 5) ASUMAA, S. and LANGO, P. W.: The distribution of components in the plant cell wall. III. Svensk papperstidn., 55, 936 (1952), IV. *ibidem*, 56, 85 (1953), V. *ibidem*, 56, 807 (1953), VI. *ibidem*, 57, 498 (1954), VII. *ibidem*, 57, 501 (1954).
- 6) 清水基弘・山田晴男: 木材繊維の半径方向におけるヘミセルロースの分布について. パルプ紙工業雑誌, 12, 382 (1958).
- 7) KALLMES, O.: Distribution of the constituents across the wall of unbleached spruce sulfate fibers. Tappi, 43, 143 (1960).
- 8) MEIER, H.: The distribution of polysaccharides in wood fibers. J. polymer Sci., 51, 11 (1961).
- 9) MEIER, H.: Chemical and morphological aspects of the fine structure of wood. Proceeding

- of the wood chemistry symposium, p. 37 (1962), Butterworths, London.
- 10) LARSON, P. R.: Chemical composition of wood cell wall associated with age. *Forest products J.*, **16** (4), 37 (1966).
 - 11) HARWOOD, V. D.: Variation in carbohydrate analyses in relation to wood age in *Pinus radiata*. *Holzforchung*, **25**, 73 (1971).
 - 12) HANS, V. R.: Die Polysaccharidzusammensetzung des Holzes verschiedener Altersstufen von *Taxodium distichum*. *Holzforchung*, **25**, 15 (1971).
 - 13) UPRICHARD, J. M.: Cellulose and lignin content in *Pinus radiata* D. Don. within tree variation in chemical composition, density, and tracheid length. *Holzforchung*, **25**, 97 (1971).
 - 14) KREMERS, R. E.: The chemistry of developing wood. The chemistry of wood, ed. Browning. L. B., p. 369 (1963), Interscience publishers, New York.
 - 15) HAAS, B. R. and KREMERS R. E.: The pectic substances as an index to the chemistry of wood formation. *Tappi*, **47**, 568 (1964).
 - 16) 三宅基夫: ミヤコザサ細胞壁の生長による変化. 日本木材学会北海道支部講演集, **1**, 1 (1968).
 - 17) WILFONG, J. G.: Specific gravity of wood substance. *Forest products J.*, **16** (1), 55 (1966).
 - 18) BROWNING, B. L.: Methods of wood chemistry Vol. II., p. 791 (1967), Interscience publishers, New York.
 - 19) SAEMAN, J. F., MOORE, W. E., MITCHELL, R. L. M. and MILLETT, M. A.: Techniques for the determination of pulp constituents by quantitative paper chromatography. *Tappi*, **37**, 336 (1954).
 - 20) BORCHARDT, L. G. and PIPER, C. V.: A gas chromatographic method for carbohydrates as alditol-acetates. *Tappi*, **52**, 257 (1970).
 - 21) WARDROP, A. B.: The structure and formation of the cell wall in xylem. The formation of wood in forest tree, p. 87 (1963), Academic press, New York.
 - 22) KENNEDY, R. W. and FARRAR, J. L.: Tracheid development in tilted seedlings. Cellular ultrastructure of woody plants, p. 419 (1965), Syracuse univ. press, New York.
 - 23) 三宅基夫・寺沢 実・奥山 寛: シラカンバ細胞壁におけるヘミセルロースの形成. 日本木材学会大会研究発表要旨, **23**, 14 (1973).
 - 24) JONE, J. K. N.: Biogenesis of carbohydrates in wood. Proceedings of the wood chemistry symposium, p. 21 (1962), Butterworths, London.
 - 25) NORTHCOTE, D. H. and HARRIS, P. J.: A function of the golgi apparatus in polysaccharide synthesis and transporting in the root-cap cells of wheat. *Biochem. J.*, **98**, 159 (1966).
 - 26) HARRIS, P. J. and NORTHCOTE, D. H.: Patterns of polysaccharide biosynthesis in differentiating cells of maize root-tips. *Biochem. J.*, **120**, 1969 (1970).
 - 27) MURMANIS, L. and SACHS, I. B.: Cell wall formation in secondary xylem of *Pinus strobus* L., *Wood scie. and tech.*, **7**, 173 (1973).
 - 28) RAY, P. M.: Radioautographic study of cell wall deposition in growing plant cells. *J. cell biol.*, **35**, 659 (1967).
 - 29) 中西康夫・木全弘治・鈴木 旺: 糖ヌクレオチド相互の変換. 多糖生化学, **2**, p. 734 (1970), 共立出版, 東京.
 - 30) 和田俊司: 植物の細胞壁. 化学と生物, **8**, 323 (1970).
 - 31) 樋口隆昌: 細胞壁物質の生合成. 植物生理学講座, **3**, 生長と運動, p. 32 (1971), 朝倉書店, 東京.

Summary

With a view to clarifying the distribution and formation of hemicelluloses in the cell walls of plants, we first studied the changes in the growth of the cell wall

components of Ezo-miyakozasa, *Sasa apoiensis* NAKAI by an analysis of the yields of each component and by a tracer experiment using glucose- ^{14}C (U).

The analysis of the components of the cell walls in the several stages of growth (Table 1-3) and the result of incorporation of glucose- ^{14}C (U) into the polysaccharides (Table 4) reveal that there is a period, may be after the end of cell wall expansion by observation with photo-microscopy, when pentosan biosynthesis becomes active again. In this period hemicelluloses might not be formed in connection with cell wall expansion but deposited in the matrixes of cell walls which were already formed. The tracer experiment also shows that a biosynthetic ability to form cell wall components is maintained for a long period after the end of cell wall expansion.

From these results, it may be possible to conclude that the ratio of cell wall components changes even after the end of the cell wall expansion.