

論文審査の結果の要旨および担当者

報告番号	※	第	号
------	---	---	---

氏 名 平 出 秀 人

論 文 題 目

Lignification mechanism of compression wood cell walls

(圧 縮 あ て 材 細 胞 壁 の 木 化 メ カ ニ ズ ム)

論 文 審 査 担 当 者

主 査	名古屋大学准教授	吉 田 正 人
委 員	名古屋大学教授	福 島 和 彦
委 員	名古屋大学教授	山 本 浩 之
委 員	名古屋大学助教	松 尾 美 幸

論文審査の結果の要旨

植物は、より効率よく光合成をおこなうために高く成長し、枝を樹幹の周りに広げる。そのために幹や枝は負の重力屈性を示す。これを可能にするのが、一次成長では偏差成長である。二次成長する樹木では、特殊化した二次木部を形成し、成長応力という力を発生させ重力屈性を発揮する仕組みを発達させた。裸子植物の針葉樹の場合、屈曲のための成長応力は圧縮応力である。傾斜した枝や幹の傾斜下側の二次木部では圧縮の成長応力が発生し、これが枝や幹を下から押し上げる。圧縮の成長応力を発生させるために特殊化した二次木部を「圧縮あて材」と呼ぶ。針葉樹の圧縮あて材は、正常材と比べて、ミクロフィブリルの配向角が大きくなる、ヘミセルロースの一種であるガラクトタンが増加する、仮道管の細胞壁が厚い、リグニン含量が高いという特徴をもつ。あて材は木本植物にとって、生きてくための基礎的な仕組みである。

本論文では、圧縮あて材細胞壁のリグニン堆積メカニズムを調べている。圧縮あて材の細胞壁は正常材と比べリグニン含量が高く、二次壁中層の外縁部には非常にリグニン濃度が高い領域（S2L）が現れる。リグニン量の増加とS2Lの形成は、圧縮の成長応力の発生要因であると考えられているため、その理解は成長応力発生機構を理解するためにも重要である。既存の研究によって、正常材とあて材の発現量の違いが報告されてきた。しかし、発現量の違いだけでは、あて材のリグニン増加程度のしくみやS2Lの形成の機構を説明できない。そこで本論文では、発現量とリグニン堆積の関係、タンパク質の局在性などを研究している。

第1章では、木本植物の姿勢制御の仕組み、あて材形成機構について従来の研究をまとめ、本研究の目的が述べられている。

第2章では、ヒノキ (*Chamaecyparis obtusa*) の圧縮あて材分化過程における、リグニン合成に関わる遺伝子群の発現量とリグニン堆積との対応が述べられている。リグニン前駆物質（モノリグノール）の合成ではなく、その酸化重合を担うラッカーゼという酵素が重要であるということが判明した。圧縮あて材分化中木部は、ラッカーゼ遺伝子の一つを発現させるときS2Lをつくり、さらに、その発現量が多きときほどより厚いS2Lを形成するという傾向が示された。ラッカーゼと同様にリグニンの酸化重合を担うと考えられている酵素に、ペルオキシダーゼがある。しかし、ペルオキシダーゼにはラッカーゼのような対応はなかった。以上の結果から、ラッカーゼが圧縮あて材細胞壁の木化に重要であると結論している。この圧縮あて材特異的なラッカーゼ遺伝子を「CoLac1」と名付け、次章からその機能を探っている。

第3章では、圧縮あて材分化中木部において、ラッカーゼの活性がいつ、どこに現れるのかを調べ、リグニン堆積との時間的空間的な関係性を見出している。さらに、あて材で特異的に働く遺伝子CoLac1にコードされたラッカーゼの局在を調べて以下を明らかにしている。(1)複合細胞間層と二次壁では、ラッカーゼ活性が現れた後リグニンの堆積が始まった。(2)分化中木部が二次壁を形成するとき、S2Lに相当する領域

でラッカーゼ活性が高かった。(3)発現した CoLac1 ラッカーゼが S2L に相当する領域に分布した。これらの結果から、あて材へ分化する細胞は、二次壁を形成するとき CoLac1 ラッカーゼを S2L 領域に分泌し、それによって S2L が形成されると結論付けている。

第4章では、圧縮あて材が木化する仕組みの一般性を検討している。用いた試料はツゲである。ツゲは、被子植物の真正双子葉類であるが、針葉樹の圧縮あて材に似たあて材を形成する。圧縮あて材の木化の仕組みが系統の遠い種においても共通であるなら、それは、その仕組みが不可欠である可能性を示唆する。以下が明らかになった。(1)ツゲあて材ではリグニン合成に関わる遺伝子の発現量が増加した。(2)ツゲあて材で特異的に発現するラッカーゼ遺伝子が存在した。(3)ツゲあて材では、S2L 相当領域でラッカーゼ活性が高かった。(4)ツゲあて材のヘミセルロース分布は圧縮あて材に非常に似ていた。S2L 領域ではガラクトタンが特異的に堆積し、キシランは減少した。以上より、ツゲあて材の木化の仕組みは、針葉樹あて材とほぼ同じと結論している。そしてこれらの共通点が圧縮あて材の形成や圧縮成長応力の発生に必須である可能性に言及している。

本論文は圧縮あて材細胞壁の木化メカニズムを以下のようにまとめている。(1)圧縮あて材分化中木部は、モノリグノールの合成経路にある酵素の発現量を上昇させ、モノリグノールの供給量を増している。(2)圧縮あて材分化中木部は、分化特異的に CoLac1 ラッカーゼを発現させて、モノリグノールの酸化重合（つまりリグニン堆積）を盛んにする。結果、細胞壁ではリグニン量が増加する。(3)圧縮あて材分化中木部は、CoLac1 ラッカーゼを二次壁中層外縁部（S2L 領域）に分泌して、そこでのラッカーゼ活性を高くし、リグニン濃度を高くしている。すなわち S2L の形成には CoLac1 ラッカーゼが一因となる。(4)広葉樹ツゲの圧縮あて材でも、ヒノキと同様の次の結果を確認した。ツゲあて材の分化中木部は分化特異的に BmLac4 ラッカーゼを発現させる。あて材分化中木部は、二次壁のラッカーゼ活性を高くしている。ガラクトタンは二次壁中層外縁部に分布している。これらから、圧縮あて材の木化の仕組みは被子植物にも共通したものであると結論している。

以上のように本論文は、圧縮あて材細胞壁のリグニン含量が高まる機構、特に二次壁外周部に生じる S2L 領域の木化機構を解明した。さらにこの機構が針葉樹類と真正双子葉類に共通したものであることを明らかにし、あて材形成に新たな情報をもたらした。当審査委員会は、本論文の学術的価値を慎重に審査し、その結果、本論文を博士（農学）学位論文として十分な価値を有するものと結論した。

試験の結果の要旨および担当者

報告番号	※ 第	号	氏名	平出 秀人
試験担当者	主査 吉田正人、福島和彦、山本浩之、松尾美幸			
<p>(試験の結果の要旨)</p> <p>平成 28 年 10 月 19日学位審査委員会において、主論文の内容を中心としてこれに関連する科目の学識および研究能力について試問し審査した結果、合格と判定した。</p>				