

論文の内容の要旨

論文題目 Structure and function of the translucent bracts of *Rheum nobile* Hook.f. & Thomson
(Polygonaceae) - glasshouse plant as a growth form of the Himalayan alpine plants -

ヒマラヤ高山帯の極限環境へ適応した温室型植物 *Rheum nobile* (タデ科) の
苞葉の形態と機能

氏 名 大 森 雄 治

寒冷や積雪のため、年間の生育期間の短い高山や極地には、植物体が矮生化したクッション型植物あるいは多毛化したセーター型植物が知られ、気温の日較差が年較差より大きい熱帯高山には、ジャイアントロゼットなど特殊な生育型をした植物が知られている。ヒマラヤ東部の高山帯は、短い生育期間・低温・強風・強紫外線などに加え、夏季はモンスーンの影響により雨期となり、晴天が少なく、湿潤であるという特有の気象条件を有している。ここには、クッション型・セーター型・ロゼット型植物のほか、苞葉が半透明化してシュート頂や花序全体を覆った温室型植物が見られる。この温室型植物の典型が *Rheum nobile* である。*R. nobile* は、4000m を越える高山帯でもっとも大きな多年草で、高さは 1-2m となり、その上、本種を優占種とする大きな群落を形成することもある。半透明苞葉に覆われた大きな花序をつくる温室型植物は、ヒマラヤ高山帯の極限環境に特異な形態をつくって適応したと推測される植物のひとつである。本研究はヒマラヤ高山帯における温室型植物の適応現象を解明することを目的に、*R. nobile* を主な材料として、苞葉の形態学的・解剖学的特徴を明らかにし、光環境と温度環境の解析及び生殖器官を外気に曝す現地での苞葉除去実験によって苞葉の役割を考察した。

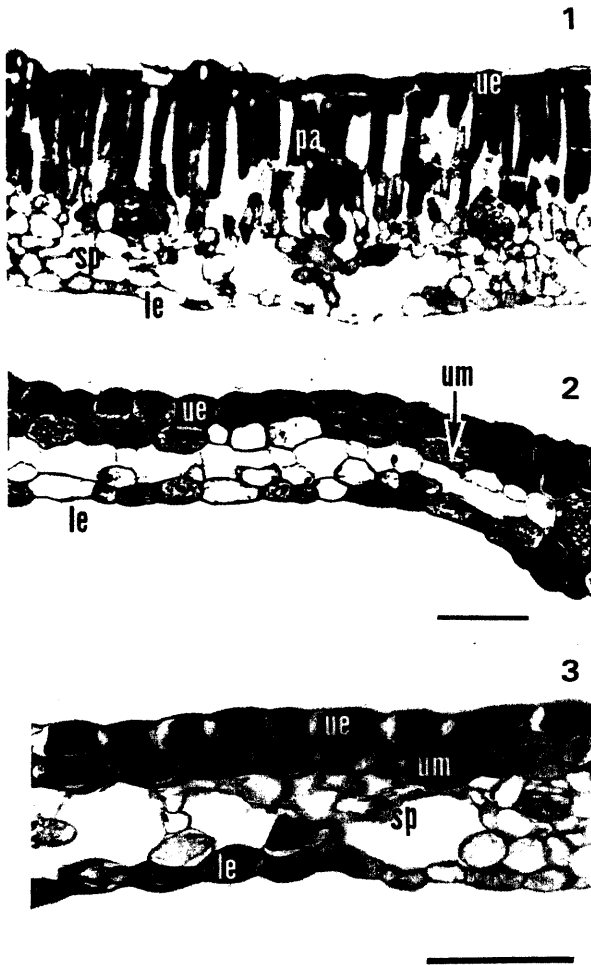
結果 I. 苞葉の形態 苞葉の形態学的特徴を明らかにするために、*R. nobile* のロゼット葉・半透明苞葉・中間葉をネパール東部 Jaljale Himal の標高 4200-4300m で採取し(以下の研究はすべて同調査地で行った。), FAA で固定し、パラフィン包埋後、ミクロトームにより厚さ 5-10 μ m の切片を作成し、ヘマトキシリン・サフラニン・ファストグリーンによる三重染色をして葉の構造を比較した。*R. nobile* のロゼット葉は濃い緑色で、厚く革質であるが、花茎にできる苞葉は、半透明の淡黄色で、薄く、紙質である。ロゼット葉から苞葉までは連続的に変化し、花茎の下部では 1 枚の葉で緑色と黄色部分が混在する中間葉となり苞葉へ移行する。ロゼット葉は厚さが 230-320 μ m で、上部は 1-2 層の柵状組織、下部は海綿状組織となり、葉肉組織の分化は明瞭であった(図 1)。苞葉は厚さが 110-170 μ m で、ロゼット葉のほぼ半分であった。その葉肉細胞は 2, 3 細胞層のままで分化せず、細胞中に葉緑体はほとんどなく、細胞間隙も見られなかった。苞葉の下皮細胞は表皮細胞同様、染色剤でよく染色され、フラボノイド、タンニンなどを含む細胞であると推定される(図 2)。中間葉のうち、半透明淡黄色で苞葉とほとんど変わらない厚さと形状を持った部分では、下皮は表皮と同じように色素をもち、海綿状組織だけが分化し(図 3)、やや厚く黄緑色となる部分では下皮がなく柵状組織が分化していた。いずれの場合も色素体を有していた。したがって、半透明苞葉は葉肉細胞が分化せずに成熟した葉であるといえる。*R. nobile* 同様に、淡黄色の苞葉が花序を覆う *Rheum alexandrae* (タデ科) 及び半透明の苞葉をもつ *Saussurea uniflora* (キク科) の苞葉についても同様の観察を行った。その結果、前者では海綿状組織だけか、または柵状組織と海綿状組織の双方が分化し、後者では海綿状組織だけが分化していた。両者とも、細胞間隙がよく発達し、葉肉細胞中には色素体を有し、*R. nobile* の苞葉の構造とは異なっていた。

II. 光環境と苞葉の光選択的透過性 苞葉の機能を明らかにするため、*R. nobile*の生葉を調査地で採取し、10-15℃に保ちながら日本まで運び、採取後5日目に、分光光度計 (Opto Research Corp. MSR-700) により320nm-800nmの範囲で光反射率及び透過率を測定した。紫外線域の320-400nmにおける苞葉の反射率は2-4%、可視光線域の400-780nmでは20%であった。ロゼット葉では紫外線域で5-7%、可視光線域では570nmに15%のピークをもち、700nmで急上昇し、750nmより長波長では40-45%であった(図4)。透過率は中間葉も加えて測定し、紫外線域ですべてほぼ0%、可視光線域では苞葉で20%、ロゼット葉で1-3%、中間葉で5-10%であり、苞葉は可視光線をよく透過することがわかった(図5)。したがって、苞葉は花茎の成長や生殖器官の発生を阻害する紫外線をほとんど吸収し、昇温効果のある可視光線や赤外線を透過させていることが明らかとなった。また、苞葉の散乱光に対する透過率は直射光より常に20%高かった(図6)。これは雨天または曇天の多いネパール東部の気象条件下で有利な適応的特性であると推測される。

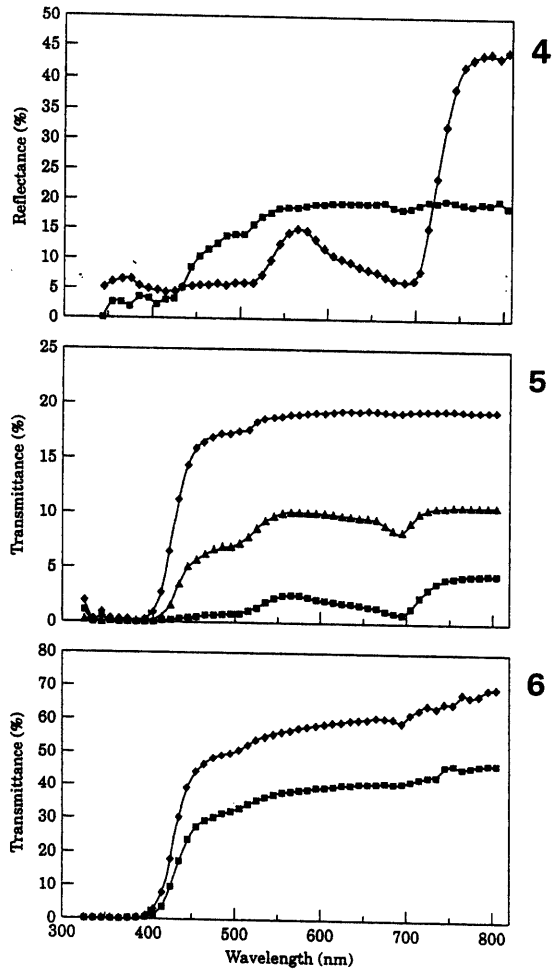
III. 温度環境と苞葉の保温機能 シュート頂や花序を取り囲む苞葉全体の機能を明らかにするために、*R. nobile*の高さ及びロゼットの直径90cmの個体で、苞葉に覆われた花茎の上部・中部・下部、花茎中部の苞葉の裏側、外気温の5点の温度を2分間隔で、1996年8月4日から13日までの10日間調査地で測定した(図7)。花期の*R. nobile*の苞葉は隙間がないよう互いに重なり合い、花序をほぼ完全に覆い、外気とは遮断された空間を作っていた。その結果、10日間の測定期間を通じ、花茎中部では夜間は5-8℃、日中の9:00-15:00では10-25℃であった。また、花茎上部では、雨天または曇天でさえ日中には外気温に比べ7-8℃高く、晴天には15-16℃も高いことがわかった。夜間は花序のどの観測点でもほぼ同じ温度であり、外気温に比べ常にほぼ1.5℃高かった。これらの結果から、苞葉は風雨からシュート頂や生殖器官を保護するだけでなく、花序内の日中の温度を、雨天または曇天では10-15℃、晴天では15-25℃に確保し、昇温・保温効果を有していることが明らかとなった(図8-9)。花茎の伸長が止まり、果期になると苞葉の重なりが緩くなり、その昇温・保温効果がほとんどなくなるので、苞葉の生殖器官に対する役割は生殖器官発生の初期に限られると推定される。

IV. 花粉形態・発生、胚発生と苞葉除去による影響 生殖器官形成に対する苞葉の役割を明らかにするため、調査地で*R. nobile*の苞葉を除去して生殖器官を外気温に曝す実験を行った。寒冷や乾燥などの厳しい極限的環境では、ときに無配偶生殖などの特殊な生殖を行っている植物種があるので、*R. nobile*でも胚発生と花粉形成を、葉の横断切片作成と同様の方法でプレパラートを作成して確認した。その結果、*R. nobile*は通常の融合生殖を行い、花粉形成も正常であり、胚嚢形成及び胚発生は*Polygonum*型であることが判明した(図10-16)。花粉の形態は、ほぼ球形で形がよく揃い、直径15-20µm、三溝孔粒、棍棒状紋であった(図17-20)。苞葉除去実験は1991年7月25日から8月3日に調査地で、8個体の開花個体を用いて行った。実験ではすべての苞葉を取り去り、外気温に生殖器官を9日間曝した後、花序の中央部の花と若い果実を採取して分析した。その結果、胚嚢や胚では異常は見られなかったが、花粉では異常なものが見つかった。異常な花粉は球形あるいは歪んだ球形など形が多様で、やや小型で直径は10-15µm、表面は大小の球形の顆粒物で覆われていた(図21-24)。異常花粉ではコットンブルーによる染色性はなく、不稔と推定した。形態の異常と、コットンブルーの染色性から花粉の稔性を判断し、苞葉除去個体と対照個体の花粉稔性を計測したところ、対照5個体では異常花粉の発生率は平均3%であるのに対し、苞葉除去個体8個体中4個体でほぼ100%、残りの4個体でも0-30%であった。これまで野外における実験的操作によって花粉に異常を引き起こした例は知られておらず、本報告が世界で最初の報告となった。花粉が異常になった原因としては苞葉を除去したことによる低温障害または紫外線による障害と推定される。

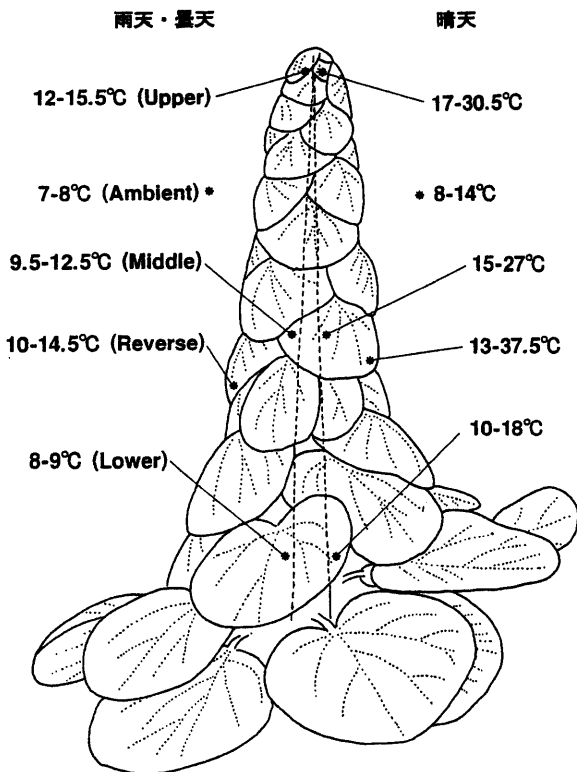
考察と結論：苞葉の役割—高山帯における温室型の適応— 一般に、紫外線量は高度が1000m上昇すると10-20%増加するといわれ、4000mを越える高山帯における紫外線量は平地の2倍を越える。また、ヒマラヤの4000-4500mの高山では夏の最高気温は15℃を越えることはなく、最低気温は3℃を記録し、4500mでは年間の生育期間は積雪のため13週間と見積もられている。このような高山帯に生育する多くの植物では、特殊な器官は発達せず矮生化によって低温や強紫外線、短い生育期間に適応・馴化してきたと推測される。一方、温室型植物は大形のサイズを保ったまま高山帯に馴化していると考えられる。本研究により、1)温室型植物の温室をつくる半透明淡黄色の苞葉は解剖学的にも特異的であること、2)それは紫外線を吸収して可視光線や赤外線をよく透過し、しかも散乱光をよりよく透過し、雨天・曇天の多いネパール東部の気象条件にきわめて適応的であること、3)それらは互いに重なり合って外気から遮断された空間を生殖器官に提供し、それらを昇温・保温していることが明らかとなり、4)苞葉を除去した実験によって花粉形成に高頻度の異常が起きたことは、半透明苞葉が少なくとも生殖器官の正常な発生に不可欠な器官であることを明らかにした。温室型植物の苞葉は、細胞分裂の盛んなシュート頂や生殖器官を紫外線や低温による障害から保護するだけでなく、これらを保温・昇温して細胞分裂や組織分化を促進していると考えられる。また、この苞葉は、解剖学的には少なくとも3タイプあることがわかり(図25-27)、半透明苞葉の起源は一様でなく収斂的進化の所産であることが判明した。このような半透明苞葉を獲得することで、温室型植物は高山における生殖器官の正常な発生を維持し、大型の花序を有しながらもヒマラヤ高山で生育できると推定される。



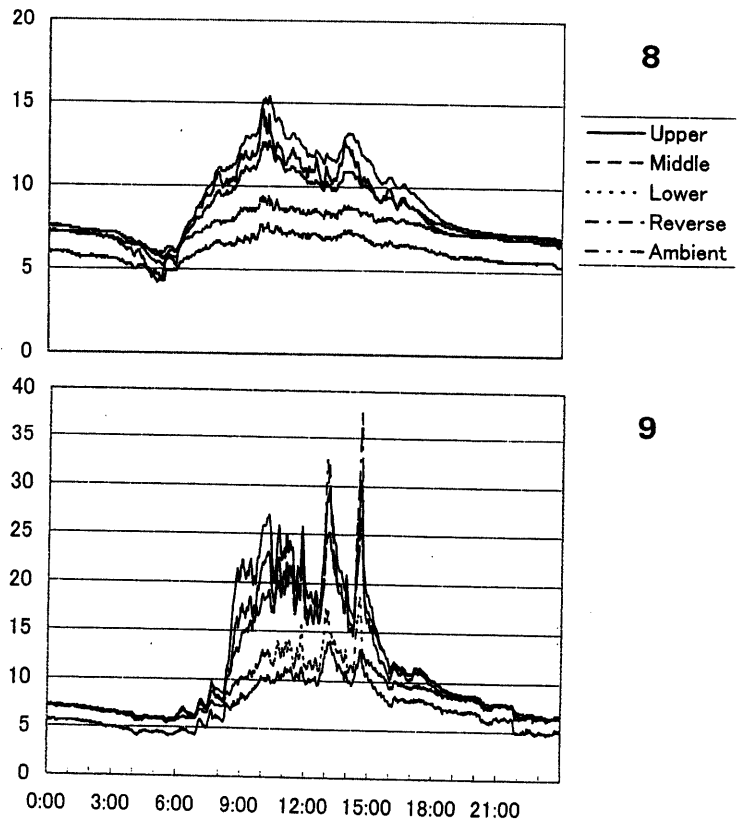
1-3. *Rheum nobile* の葉の横断面. 1: ロゼット葉, 2: 苞葉, 3: 中間葉. le: 下面表皮, pa: 柵状組織, sp: 海綿状組織, ue: 上面表皮, um: 上部葉肉組織 (下皮). Scale bars = 100 μ m.

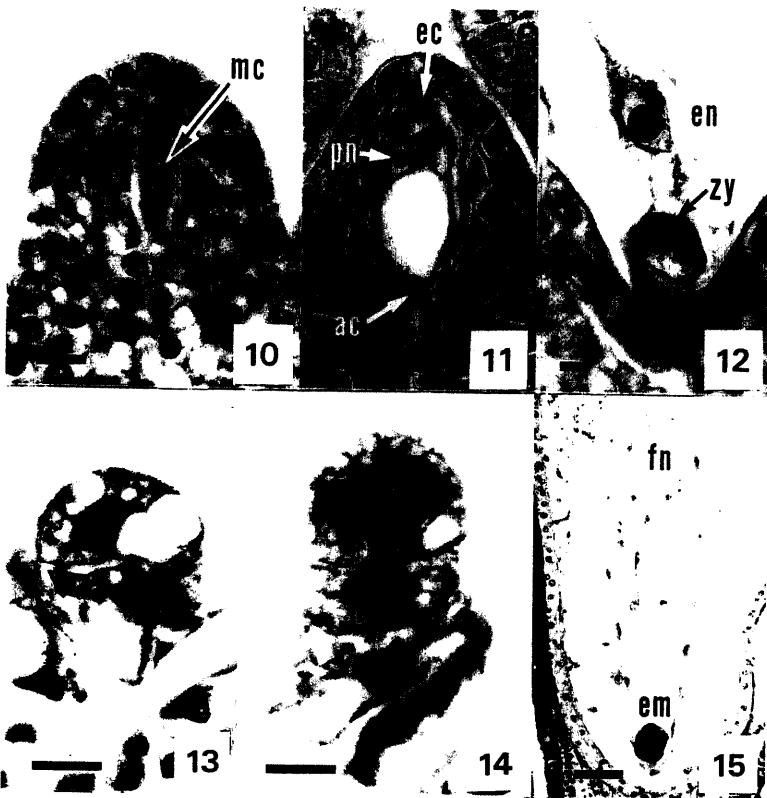


4-6. *R. nobile* の葉の光選択的透過性. 4: 苞葉 (■) とロゼット葉 (◆) の光反射率, 5: 苞葉 (◆)・中間葉 (▲)・ロゼット葉 (■) の光透過率, 6: 苞葉の直射光 (■)・散乱光 (◆) 透過率.

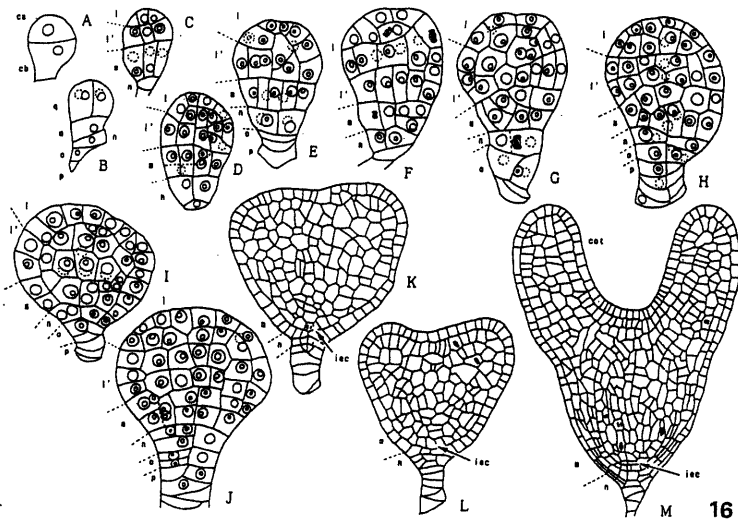


7-9. *R. nobile* の花序内部の温度と外気温, 7: 花序の上部・中部・下部・苞葉の裏側・外気温の測定点と日中 9:00-15:00 の温度幅, 8: 曇天・雨天日, 9: 晴天日. 縦軸: 温度 ($^{\circ}$ C), 横軸: 時刻.

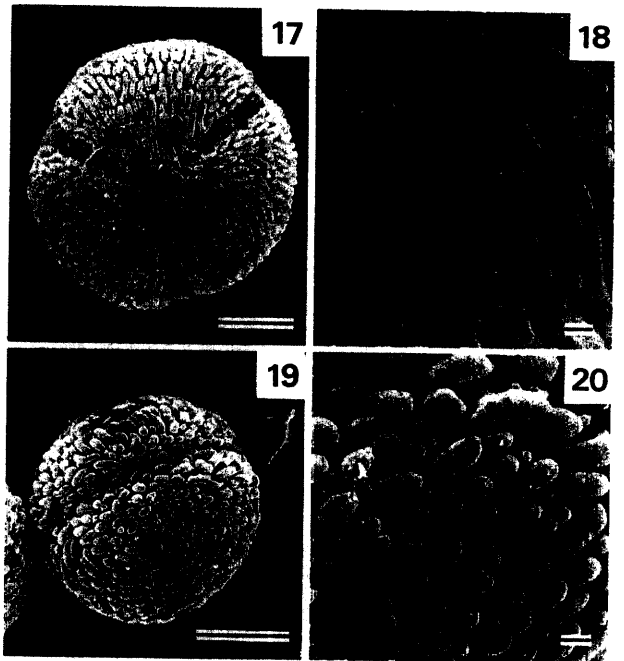




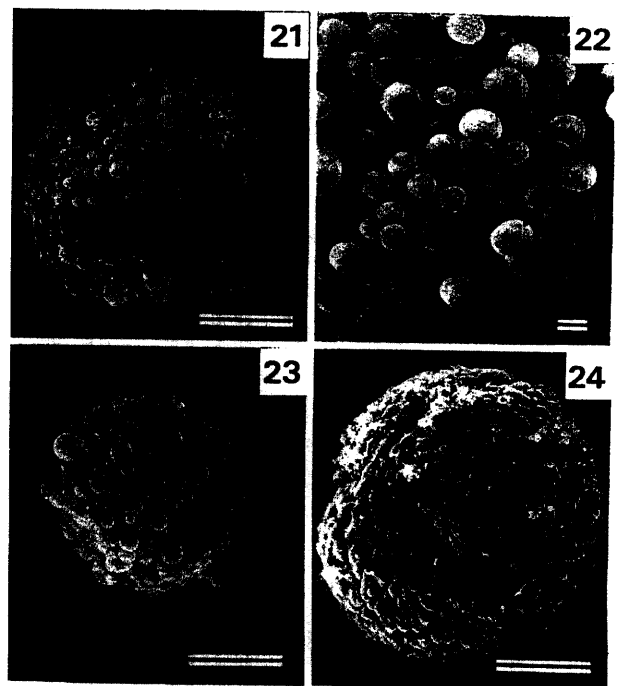
10-15. *R. nobile* の胚嚢形成と胚発生. 10: 珠心の縦断面, 11: 胚嚢の縦断面, 12: 一次内乳核と受精卵, 13: 2細胞期, 14: 8細胞期, 15: 遊離核内乳と球形の前胚. ac: 反足細胞, ec: 卵細胞, em: 前胚, en: 内乳核, fn: 遊離核内乳, mc: 大孢子母細胞, pn: 極核, zy: 受精卵. Scale bars = 10 μ m.



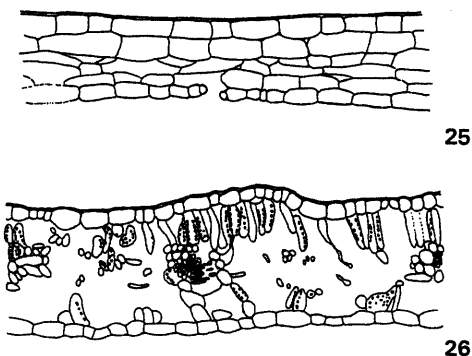
16. *R. nobile* の胚発生. A: 2細胞期, B: 8細胞期, C-E: 前表皮の分化, F-J: 球形の前胚, K-L: 幼根の始原細胞 (iec) の分化, M: 子葉 (cot) と幼根の形成.



17-20. *R. nobile* の正常花粉. 17: 成熟花粉, 18: 同拡大図, 19: 未成熟花粉, 20: 同拡大図. Scale bars = 5 μ m.

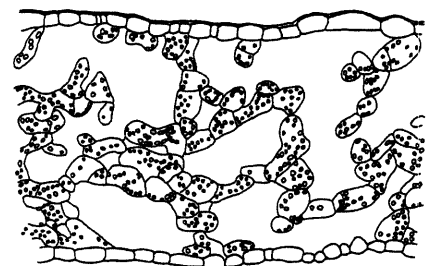


21-24. 苞葉除去実験によって得られた *R. nobile* の花粉. 21: 異常花粉, 22: 同拡大図, 23: 小型の異常花粉, 24: 不完全な棍棒状紋をもつ異常花粉. Scale bars = 5 μ m.



25

26



27

25-27. 温室型植物の苞葉の3タイプ. 25: 葉肉組織未分化: *Rheum nobile*, 26: 柵状組織・海綿状組織ともに分化: *Rheum alexandrae*, 27: 海綿状組織だけが分化: *Saussurea uniflora*.