

主論文の要旨

報告番号 ※甲第1199号 氏名 三宅 博

葉緑体は緑色植物にのみ存在し、植物細胞を特徴づけるオルガネラである。また光合成作用を通じて太陽エネルギーを固定し、地球生態系に供給する重要なオルガネラである。従って葉緑体は多くの研究者の関心を集め、これまでに99数の研究がなされて来た。しかし従来多くの研究において葉緑体は、緑色組織を通じて同一の構造と機能を持つオルガネラとして扱われて来た。

ところが1965年にいわゆるC₄植物の存在が明らかにされて以来、C₄植物では葉肉と維管束鞘間で葉緑体の機能分化が起こり、それに対応して葉緑体構造にも両組織間で相違があることが明らかにされつつある。これらの研究は、高度に分化した組織体制を持つ高等植物においては、組織間差を無視して葉緑体を画一的に扱うことができないことを示している。

本研究は高等植物における葉緑体の特徴は組織間での機能分化にあると考え、光学顕微鏡、電子顕微鏡、組織化学などの細胞学的手法によって葉緑体の多様性を明らかにし、それを通じて高等植物における葉緑体の真の役割を理解しようとしたものである。本研究の内容および得られた知見を以下に記す。

1. 高等植物体内における葉緑体およびプラスチド構造の99様性を明らかにする目的で、イネ葉身を構成するすべての組織を電子顕微鏡で観察し、プラスチドの有無およびプラスチドの微細構造

を調べた。また葉身を切り離し、転流を止めた状態で光合成を行わせ、対象としたオルガネラにデンプンが蓄積されることを観察し、これらのオルガネラのプラスチドであることを確認した。

プラスチドは細胞質を持つすべての組織に観察された。プラスチドが存在しないのは成熟した導管のみであった。プラスチドの構造には組織間で着しい相違が見られたが、同一組織内ではほぼ一定していた。特に孔辺細胞、師管、および伴細胞のプラスチドは特徴的な構造を示した。イネは C_3 植物であるが、維管束鞘に葉緑体が観察された。

2. イネの葉身について維管束および気孔の微細構造を観察した。維管束には通常の師管の他に、細胞壁の肥厚した特殊な師管が観察された。孔辺細胞には *Panicoidae* 亜科に見られるひた状の突起が観察された。

3. イネ葉身において、葉組織の分化・発達に伴う各種プラスチドの発達過程を観察した。プラスチドはそれらが存在する組織が分化した後に分化すると考えられた。葉緑体はその発達過程において一時的に貯蔵デンプンを蓄積した。蓄積されたデンプンは葉組織の成熟に伴って消失した。この過程において、維管束鞘葉緑体は葉肉葉緑体に比べ特に多量のデンプンを蓄積し、球状のアミロプラスト様構造を示し、葉肉葉緑体よりも遅くまでデンプンを保持していた。これらのことからイネ葉緑体は、光合成の他にその発達過程におい

でデンプンを貯蔵し、未熟組織に炭水化物を供給する機能を有すると考えられた。そしてこの機能に関しては、 C_3 植物であるイネにおいても維管束鞘葉緑体と葉肉葉緑体間で機能分化が起こり、維管束鞘葉緑体はデンプンの貯蔵器官として分化していると考えられた。

4. イネの各種色素変異体についてプラスチドの微細構造を観察し、色素含量および Hill 反応活性を調べた。クロロフィル量はグラナの発達程度に依存し、クロソルの有無はグラナの有無に対応し、カロチノイドの有無はラメラの有無に対応した。Hill 反応活性はグラナの発達程度に依存した。色素欠損に伴い、プラスチドは小型化した。

5. イネの各種色素変異体についてプラスチドの発達過程を観察した。いずれの変異体プラスチドも正常葉緑体の場合と同様に、その発達過程においてデンプンを蓄積し、組織の成熟に伴って消失した。しかも維管束鞘のプラスチドは多量のデンプンを蓄積し、アミロプラスト様構造を示した。各種変異体プラスチドを比較することにより、デンプンの消長は内膜系の発達とは無関係に起こると考えられた。本実験により葉緑体には光合成とは全く独立して、その発達過程で炭水化物を蓄積し、未熟組織に供給する機能が備わっていること、この機能に関しては C_3 植物であるイネにおいて、維管束鞘葉緑体と葉肉葉緑体間で機能分化が起こっていることなど、3.で

得られた結論を確認することができた。

6. 上述の実験によつて発達過程にある葉緑体のデンプン貯蔵作用に関しては、 C_3 植物であるイネにおいて維管束鞘葉緑体の方が重要な役割を果たしていることが明らかになった。ところが従来の研究では C_3 植物には維管束鞘葉緑体は存在しないと解釈されることが多かった。そこでイネ科に属する数種の C_3 、 C_4 植物の葉組織を樹脂切片法によつて光顕と電顕で観察し、従来の見解について再検討を行った。薄い樹脂切片を作製して観察すると、維管束鞘葉緑体はすべての C_3 植物において観察され、横断切片上で維管束鞘細胞当りの葉緑体数を比較しても、 C_3 、 C_4 植物間で差は認められなかった。 C_4 植物では維管束鞘葉緑体と葉肉葉緑体間で構造上の相違が認められたが、 C_3 植物では両葉緑体はほぼ同様の構造を示した。 C_4 植物では維管束鞘葉緑体は常に葉肉葉緑体よりも大型であったが、 C_3 植物の維管束鞘葉緑体は小型であった。 C_3 植物の維管束鞘葉緑体は小型で、しかも細胞壁に沿つてほぼ均一に分布しているので、従来のように従手切片やパラフィン切片で観察した場合には、維管束鞘細胞はあたかも葉緑体が存在しないように見えると考えられた。

7. イネ以外の C_3 植物にも維管束鞘葉緑体が存在することに明らかになったので、これらの植物について発達過程に

ある維管束鞘葉緑体のデンプン貯蔵作用を調べた。また C_3 , C_4 植物の相互関係を知るために, C_4 植物の維管束鞘葉緑体についても同様の機能を調べた。 C_3 植物のうちヨシと, C_4 植物のうちバミューダグラスでは, イネの場合と同様に維管束鞘葉緑体は発達過程で多量のデンプンを蓄積した。しかし他の C_3 , C_4 植物では葉肉葉緑体はもちろんのこと, 維管束鞘葉緑体もごく微量のデンプンしか蓄積しなかった。イネ, ヨシ, およびバミューダグラスはデンプン貯蔵型の植物といわれ, 貯蔵態炭水化物の大部分をデンプンの形で貯蔵する。これに対し他の植物はいずれもフラクトサン型やショ糖型に分類されている。従って C_3 型, C_4 型の区別とは無関係に, デンプン貯蔵型植物の維管束鞘葉緑体はその発達過程において多量のデンプンを蓄積し, 発達中の葉組織へ供給する機能を有するものと考えられた。

本研究によって成長過程にある葉における炭水化物の貯蔵・供給に関しては, 葉肉と維管束鞘間に C_3 , C_4 植物で同様の機能分化が成立していることが推察された。この見解に基づき, C_4 植物の進化過程において光合成における機能分化と組織分化とを結びつけた過程について考察した。

また葉緑体は従来光合成器官として扱われて来たが,

本研究によつてデンプン貯蔵型植物では、葉緑体は炭水化物の集積・貯蔵・組織への供給を通じて植物体の成長そのものに密接に関与していることが推察され、今後葉緑体は光合成研究のみならず、植物の发育生理の面からも研究される必要があることが指摘された。さらに高等植物の諸組織には様々な形態のプラストイドが存在することが明らかにされ、葉緑体にはさらに多様な機能が備わっていることが推察された。