

博 士 論 文 概 要

論 文 題 目

シダ植物の物質生産に基づく
成長の生理生態学的研究

Eco-physiological studies of growth on the basis of
matter production in pteridophytes

申 請 者

氏 名	坂 卷	義 章
	Yoshiaki	Sakamaki

専攻・研究指導
(課程内のみ)

--

2004 年 11 月

陸上植物の系列上、シダ植物はコケ植物と種子植物をつなぐ中間の植物とされる。コケ植物の生活環の主体は配偶体であり、種子植物では孢子体である。シダ植物は、ともに光合成をする独立栄養の植物体である配偶体と孢子体の時期を持つ。配偶体はコケ植物と同様な葉状植物であり、孢子体は根、茎、葉の分化の進んだ維管束植物である。葉状植物、維管束植物は植物進化上の2つの大きなカテゴリーで、シダ植物は一生の間にこれら2つの相を経過する。配偶体と孢子体はその形態的、生態的な違いから異なった淘汰圧を受けてきた。現在のシダ植物の分布は環境とそこにおける2つの相それぞれの成長との関係で決まっている。シダ植物は様々な植物群集の重要な構成要素になっている。しかし、その生理生態学的な研究、特に配偶体について、は形態学、生理学、生化学的な研究に比べて活発ではなかった。

本研究はシダ植物の生活環の中の主要な節目である(1)孢子発芽、(2)配偶体の成長と配偶体上における孢子体の成長、(3)孢子体の成長と個体群の維持、を光合成による物質生産に基づいて生理生態学的に研究したものである。この中で、従来、観念的に捉えられていた孢子体形成に対する配偶体の光合成による貢献を明らかにし、また、孢子体個体群の生活は種子植物と同様の生活史戦略を持つことを示した。

本論文は5章から成り立っている。

第1章では、シダ植物の概要とその生態学的な特徴、進化学上の位置について述べた。

第2章では、孢子の発芽時における物質生産について述べた。多くのシダ植物の孢子は黒色でクロロフィルを持たず、光合成を行うのは発芽してからである。トクサ科、ゼンマイ科などのシダ植物は孢子にクロロフィルを持ち、孢子の段階から光合成を行う。培養中のゼンマイ(*Osmunda japonica* Thumb.)孢子の発芽前後の光合成・呼吸速度を測定し、孢子が光合成を行うことの意義を検討した。ゼンマイ孢子は孢子葉に包まれているときから光合成を行っていたが、その量は自身の呼吸をまかなう程度であった。孢子の発芽後、光合成能力は増大し、それによって配偶体の物質経済はプラスに転じた。また、孢子に多量に含まれていたスクロースは発芽に伴って急速に減少し、デンプンが孢子内に形成され始めた。これらの急速な変化は孢子散布後2日目までに起こった。これは孢子発芽が2日目から起こり配偶体の細胞が現れることに対応していた。

第3章では、孢子から発芽した配偶体の成長とそこに形成された孢子体の成長について述べた。材料にヒメシダ(*Thelypteris palustris*(Salisb.) Schott)を用いた。シダ植物の配偶体は一般に非常に小さく、これまでのシダ植物諸種の配偶体に関する研究では、その成長は面積や幅で測定されていた。乾燥質量の測定方法を改良した結果、面積成長が停止した後でも配偶体の質量は増減することが判明したので、本論文では配偶体の成長を面積でなく質量で表した。孢子体を形成し

た配偶体では、孢子体が出現して 10 日間ほどは質量増加が続いたが、その増加率は低かった。10 日目以後、配偶体の成長は完全に停止し、50 日目以後には枯れ始めた。培養中の配偶体と若い孢子体の光合成・呼吸速度を経時的に測定した。配偶体、孢子体ともに乾燥質量当たりの光合成・呼吸速度は初期ほど大きく、次第に低下した。孢子体を形成した配偶体の場合、孢子体を除去した配偶体の光合成・呼吸速度は同時期の孢子体を形成していない配偶体のものと有意差はなかった。これらのデータを用いて配偶体の成長をモデル化した。このモデルを用いて、配偶体から孢子体への物質転流量を配偶体の成長低下量から推定し、孢子体成長への配偶体の物質的貢献度を考察した。この結果、孢子体が出現して 10 日目ぐらまでは、孢子体の成長に配偶体の支援は不可欠であり、配偶体の生産量の約 15% が孢子体の成長にまわされた。この時期は孢子体が小さいため、配偶体の物質生産の多くは配偶体の成長に使われた。20 日目ごろには孢子体が大きくなり、葉が 1 枚展開した。第 1 葉展開以後は物質生産能力的には孢子体の自立が可能になった。しかし、孢子体の成長に伴い、配偶体の生産物の多くは孢子体に移行し続け、やがて配偶体は成長しなくなり枯れた。配偶体から切り離された孢子体の移植実験では、第 1 葉展開前である 0.05mg 以下の孢子体は配偶体の有無によってその成長に大きな差が見られ、第 1 葉展開後の孢子体では配偶体の有無にかかわらず成長率は大きな差がないことなどが明らかになった。このことは、孢子体の自立は第 1 葉展開期に可能になり、その時点で配偶体の役割が終わることを示している。配偶体の生産能力の最盛期は乾燥質量が 1.6mg、発芽から 120 日目前後であった。個体が最高の生産力を維持するためには、前の葉の生産力が最高になる直前に次の葉を出すことであるとされている。培養実験において、配偶体の孢子体形成が始まる時期もこれにほぼ一致した。孢子体成長に対する配偶体のサイズの効果を見るため、配偶体を半分に切断し、その上に形成された孢子体の成長を調べた。半分の配偶体上に形成された孢子体の成長は完全な配偶体上に形成されたものと差がなかった。また、酸素電極法で測定した配偶体の光合成・呼吸速度は孢子体の有無によって違いは認められなかった。10 日目までは配偶体の生産量の約 60% は配偶体に残った。このことは、1 個の配偶体はその生産力で 2 個の孢子体を育てる能力がある事を示している。造卵器は同時期に配偶体上に複数個形成されるので、2 個の孢子体が形成されても良いはずである。配偶体側または孢子体側あるいは両方に孢子体を 1 個に制限する理由があると考えられた。孢子体を除去した実験結果から、この調節は孢子体によってなされていると推定した。

第 4 章では、個体の成長と個体群の維持について述べた。材料としては、原始的なシダ植物であるスギナ (*Equisetum arvense* L.) を用いた。多くのスギナ個体群は春に純群落を作るが、5 月頃からススキなどの大型草本によって被陰される。強光が当たらなくなった地上茎は夏までに枯れるが、光環境のよい生育地では 12

月まで存続した。生育期間中の被陰は生産期間の短縮になるため、被陰はスギナの成長と個体群維持に大きな影響を与えられた。早稲田大学本庄校地の個体群を使って生育期間中の現存量の変化を2年間測定した。被陰の影響を生理生態学的に調べるには、長い地下茎を分枝させて成長するスギナ個体の自然群落では困難と思われた。そのため、地下にできる貯蔵茎(以下「イモ」と表記)の栽培による研究を行った。3段階の光強度でイモから発生したスギナ個体を栽培し、その成長を測定した。また、生育期間の途中に強く被陰する期間を挿入し、自然環境における生活史を再現した。被陰直後に物質分配は地下部から地上部栄養茎へ重点を移した。生育期間の月ごとに測定した光合成・呼吸速度のデータに基づいてスギナ個体の成長をモデル化した。このモデルを用いて、生育期間中のいろいろな時期に被陰があった場合の成長をシミュレートした。また、被陰による地上部への物質再転流の効果を組み込んだシミュレーションも行った。それらの結果から夏以後の被陰なら個体の成長に大きな影響を与えないこと、地下部からの再転流を行うとその後の生産量が大きくなるために翌年に残る地下部量は増加すること、9月に被陰された場合は残りの生産期間の短さから再転流は不利であることなどが推察された。さらに、個体の非構造的炭水化物の含有量を調べ、被陰によるその量の変化について検討した。強く被陰された光条件の悪い場合には、貯蔵炭水化物のない細い地下茎を伸ばした。刈り払いが行われた場合に見られるように光条件が好転すると短期間に地下茎内の炭水化物量が増加し、成長も促進した。自然個体群において、被陰されている場所から光条件のよい場所にたどり着いた地下茎の先端から出た地上茎は光合成生産が多くなり、それが光条件の悪い茎へ転流することや、光条件のよい場所で地上茎が増加することなどが観察された。デンプンを多く含んだ地下茎にはイモが形成された。配偶体からの有性生殖による個体確立が少ないとされるスギナの場合には、地下茎断片やイモからの栄養繁殖が個体群の拡大に重要である。地下茎断片とイモの栽培実験の結果から以下のことが明らかになった。地下茎断片は芽数が多いので、光条件のよいところでは多数の地上茎を出し、それらの物質生産によって個体群の速い拡大ができる。一方、少数の芽をつけるイモでは、1芽を支える貯蔵物質が多いので光条件の悪いところや深く埋まった場合でも栄養茎を地上にまで伸ばすことができる。これらのことから耕作などの人為による攪乱は競争者の除去も含めてスギナ個体群の拡大に貢献していると結論した。

第5章は総括である。本研究の結果を踏まえて、シダ植物の配偶体期はコケ植物と、孢子体期には種子植物と同様の生理生態学的特性を持つことを示した。そして、シダ植物の環境に対する生活史戦略は配偶体、孢子体のそれぞれで違ったものとして認識する必要があることを述べた。

研 究 業 績

種 類 別	題名、 発表・発行掲載誌名、 発表・発行年月、 連名者（申請者含む）
論文	<p>1) Response of non-structural carbohydrates content of belowground parts in <i>Equisetum arvense</i> L. according to the irradiance change during a growing season. Y.Sakamaki, Y.Ino <i>Journal of Plant Research</i> 2004; 117: 385-391.</p> <p>2) Two types of matter economy for the wintering of evergreen shrubs in regions of heavy snowfall. Y.Ino, T.Maekawa, T.Shibayama, Y.Sakamaki <i>Journal of Plant Research</i> 2003; 116: 327-330</p> <p>3) Influence of shade timing on an <i>Equisetum arvense</i> L. population. Y.Sakamaki, Y.Ino <i>Ecological Research</i> 2002; 17: 673-686</p> <p>4) Contribution of fern gametophytes to the growth of produced sporophytes on the basis of carbon gain. Y.Sakamaki, Y.Ino <i>Ecological Research</i> 1999; 14: 59-69</p>
講演	<p>< 国際学会 > Photosynthetic rates and growth of fern gametophytes. The 5th International Congress of Ecology (Yokohama) 1990.9 Y.Sakamaki, Y.Oshima</p> <p>< 国内学会 ></p> <p>1) シダ植物配偶体の生産力と胞子体の成長 第 48 回日本生態学会大会（熊本） 2001 年 3 月 坂巻義章、伊野良夫</p> <p>2) スギナの栄養繁殖；貯蔵茎と地下茎断片の比較 第 46 回日本生態学会大会（松本） 1999 年 3 月 坂巻義章、伊野良夫</p> <p>3) スギナの生育と光条件；可溶性炭水化物量から 第 44 回日本生態学会大会（札幌）1997 年 3 月 坂巻義章、伊野良夫</p> <p>3) コモチシダ個体群の研究 1、無性芽からの成長 第 54 回日本植物学会大会（仙台）1989 年 9 月 坂巻義章、大島康行</p> <p>4) シダ植物配偶体・胞子体の生理生態学的研究 第 51 回日本植物学会大会（鹿児島）1986 年 10 月 坂巻義章、大島康行</p>

<p>その他</p>	<p>5) スギナ地上部の存続期間と物質生産 第 32 回日本生態学会大会 (広島) 1985 年 3 月 坂巻義章、大島康行</p> <p>6) 物質生産からみたヒメシダ胞子体と前葉体の関係 第 48 回日本植物学会大会 (京都) 1983 年 10 月 坂巻義章、大島康行</p> <p>7) 培養系におけるヒメシダ前葉体の乾物生長に対する胞子体形成の影響 第 47 回日本植物学会大会 (東京) 1982 年 9 月 坂巻義章、大島康行</p> <p>(報告書) 自然教育園における主要四林分内での土壌呼吸について 自然教育園報告 9: 91 - 98 1979 年 3 月 坂巻義章、伊野良夫、大島康行</p> <p>(講演 : 国内学会) 自然教育園における主要四林分内での土壌呼吸について 第 43 回日本植物学会大会 (千葉) 1978 年 9 月 坂巻義章、伊野良夫、大島康行</p>
------------	--

研 究 業 績

種 類 別	題名、 発表・発行掲載誌名、 発表・発行年月、 連名者（申請者含む）

研 究 業 績

種 類 別	題名、 発表・発行掲載誌名、 発表・発行年月、 連名者（申請者含む）