

ヘリクリサムなどの花は なぜ乾燥してもしおれずに美しさを保つのか？

甲子園短期大学 伊藤弘顕

1. はじめに

切り花は、時間の経過とともに老化し、観賞価値を失う。花持ちを改善するために、様々なポストハーベスト処理が行われている¹⁾。例えば、低温管理や呼吸基質としての糖、殺菌剤、老化や落花を促進する植物ホルモンであるエチレンの阻害剤の前処理などが挙げられる。しかしながら、これらのポストハーベスト処理では、切り花の花持ち期間は数日から数週間しか延長できない。切り花は、やがて退色してその形を失っていく。

一方、自然界にはヘリクリサム (*Helichrysum bracteatum*) の花葉のように長期間にわたって乾燥条件下においても、しおれずに美しさを保つ植物種が存在する。このような植物種では、花葉は開花時に既に水分が少なく、ドライフラワーのようにかさかさした質感の乾膜質になっている。そ

れにもかかわらず、その形状と花色は美しく保持されている。実際、ヘリクリサムとキクを切り花にして、同じ条件下で乾燥させると、ヘリクリサムの花葉のみが長期間にわたって萎凋も退色もせず美しさを保持する (図-1)。

図-2に、実験に供試した乾膜質な花葉をもつ植物を示した。例えば、キク科のInuleae (オグル

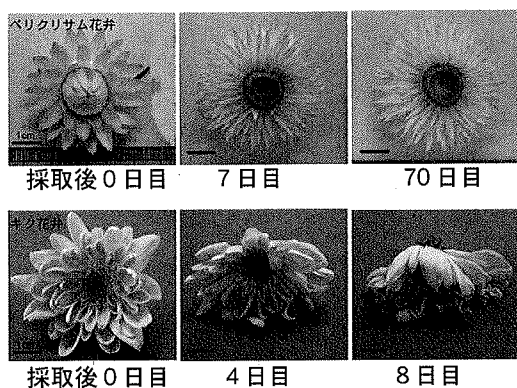


図-1 室内環境下におけるヘリクリサム花序およびキク花序の萎凋の様子

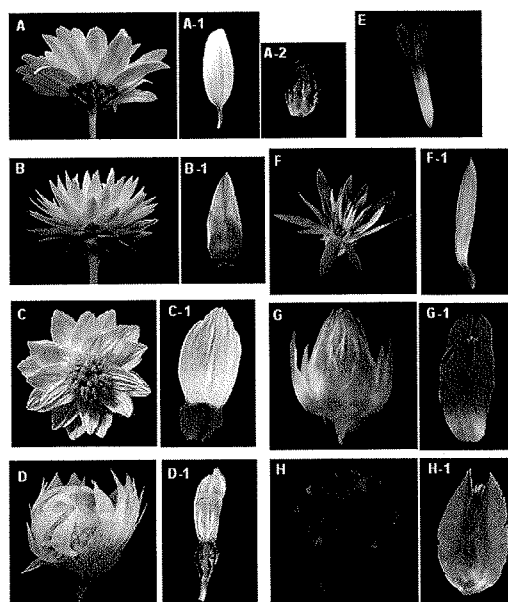


図-2 本実験に供試した植物材料

A: キク, A-1: キク花弁 A-2: キク総苞片, B: ヘリクリサム, B-1: ヘリクリサム総苞片, C: ハナカンザシ, C-1: ハナカンザシ総苞片, D: ローダンセ, D-1: ローダンセ総苞片, E: スターチスぐく片, F: キセランセマム, F-1: キセランセマム総苞片, G: センニチコウ, G-1: センニチコウ苞葉, H: キバナセンニチコウ, H-1: キバナセンニチコウ苞葉

マ族)のカイザイク (*Ammobium alatum*), ヤマハハコ (*Anaphalis margaritacea*), エゾノチコグサ (*Antennaria dioica*), ハナカンザシ (*Acroclinium roseum*), ヘリクリサム (*Helichrysum bracteatum*), ローダンセ (*Rhodanthe manglesi*), Cardueae (アザミ族)のチャボアザミ (*Carlina acaulis*), キセランセマム (*Xeranthemum annuum*), ヒユ科のセンニチコウ (*Gomphrena globosa*), キバナセンニチコウ (*Gomphrena haageana*), イソマツ科のスターチス・シヌアータ (*Limonium sinuatum*) などの花葉がそうである。これらの種の出産地は、乾燥地であることが多い。また上記のすべての植物種において、乾膜質である組織は花弁ではなく、花弁状に着色して大きく発達した総苞片、苞葉、がく片である。ここでは、これらの総苞片、苞葉、がく片を「乾膜質な花葉」と呼ぶこととする。

2. 花はケイ酸質なのか

世界有用植物事典において、「ヘリクリサムの

頭花の総苞片はケイ酸質を含み、光沢のある乾膜質である」という記載がある²⁾。これは、乾膜質な花葉が珪藻やイネ科の植物体と同様に硬く強固に組織形態を維持していることから推測されたことである。しかし、実際に乾膜質な花葉がケイ酸を含んでいるかどうか調査した報告は全くみあたらない。そこで、乾膜質な花葉においてケイ酸の含有量を調査した。

植物組織サンプルは、採取後70～80℃で2晩乾燥させ、乾物を得た。三井ら³⁾の方法に従って、植物組織のアルカリ溶融を行い、モリブデン青法による発色反応を行った。乾物調整の段階で2反復、ケイ酸測定で各々3反復、計6反復の比色検定を行った。5段階の標準ケイ素溶液で標線をかき、サンプルの吸光度からケイ素含量を算出し、ケイ酸含量に換算した。乾物重ベースでのケイ酸含量を求めた。

今回の実験において、イネ葉のケイ酸含量は約28mg・g⁻¹D.W.であり最も高かった(図-3)。それに続いてケイ酸含量が高い組織は順に

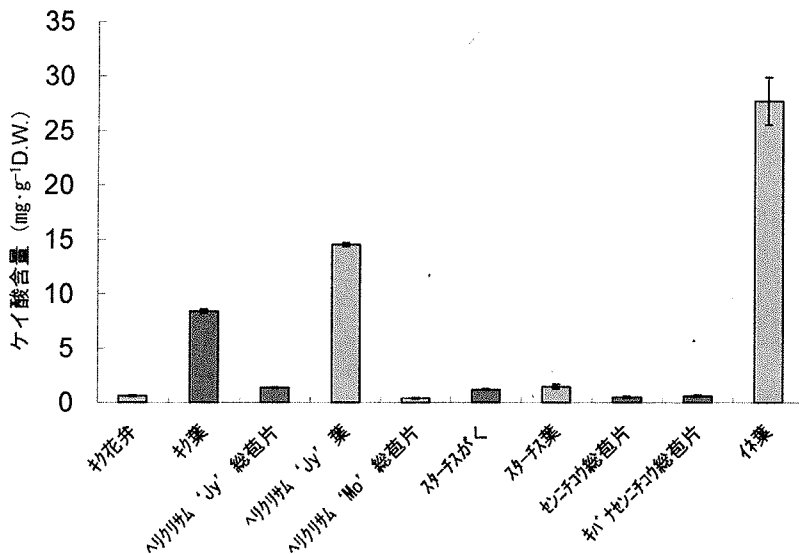


図-3 様々な植物の各組織におけるケイ酸含量

バーは標準誤差 (n=6), 'Jy' は 'ジャンボイエロー', 'Mo' は 'モンストローサ'

ヘリクリサム葉の $1.5 \mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}\text{D.W.}$ 、キク葉の $0.84\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}\text{D.W.}$ であった。一方、キク花弁および乾膜質な花葉のケイ酸含量はすべて $0.14\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}\text{D.W.}$ より低く、また乾膜質な花葉組織と乾膜質でない花葉組織との間で有意な差は認められなかった。乾膜質な花葉はケイ酸質ではなく、花葉が乾膜質になることにおいてケイ酸は重要な役割を果たしていないと考えられた。

3. 細胞は生きているのか

乾膜質な花葉は含水率が低い。また、チャボアザミ (*C. acaulis*) の乾膜質な総苞片は死細胞から構成されているという記載がある⁴⁾。水は植物重量のほとんどを占めており、成長している植物組織の含水率は80～95%である⁵⁾。一方で、樹木は多くの細胞が液胞や核、細胞質などの内容物を失った死細胞からなっており、含水率が35～75%と低い⁵⁾。以上のことより、乾膜質な花葉は死細胞から構成されていると考えられる。

そこで、まず乾膜質な花葉における含水率を調査した。花葉のサンプルを70～80℃で2日間乾燥させ、乾燥前後の重量から含水率を算出した。含水率は、キク‘精興の秋’の花弁では88.5%であるのに対し、ヘリクリサムの乾膜質な花葉では38.6%と低かった。同様に乾膜質な花葉であるスターチスがく片、センニチコウ苞葉、キバナセンニチコウ苞葉ではそれぞれ21.2%、64.9%、58.5%とキク花弁よりも低かった。一方、葉の含水率はいずれの植物においても75%以上と高かった(表-1)。

次に、乾膜質な花葉における核の有無を調査した。ヘリクリサム‘モンストローサ’を供試し、蕾(花序)の直径および花葉の展開状態を指標として花序発達を7つのステージに分けた

表-1 種々の植物における組織別の含水率

植物種	組織	含水率(%)
キク精興の秋'	花弁	88.5
	葉	88.9
ヘリクリサム'ジャンボイエロー'	総苞片	38.6
	葉	91.0
スターチス'サンデーパイオレット'	がく	21.2
	葉	75.9
センニチコウ'ローズネオン'	苞葉	64.9
	葉	80.3
キバナセンニチコウ'ストロベリーフィールド'	苞葉	58.5
	葉	78.1

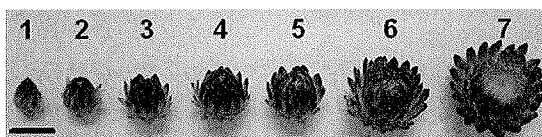


図-4 ヘリクリサムの花序発達ステージ

(図-4)。ヘリクリサムのそれぞれのステージにおける花序の最も内側、すなわち管状花に隣接する花葉を取り出して以下の実験に用いた。Gladishら⁶⁾の方法に従って、DAPI染色を行って、蛍光顕微鏡(BX60, オリンパス株式会社)を用いて、340～360nmの励起波長を当て、核の観察を行った。また、花葉1枚において、花弁舌状部先端1/4および1/4～2/4の2部位に分け(図-5)、ステージごとに単位面積当たりの核数および表皮細胞数をそれぞれ計測し、表皮細胞数に対する核数の割合を求めた。1ステー

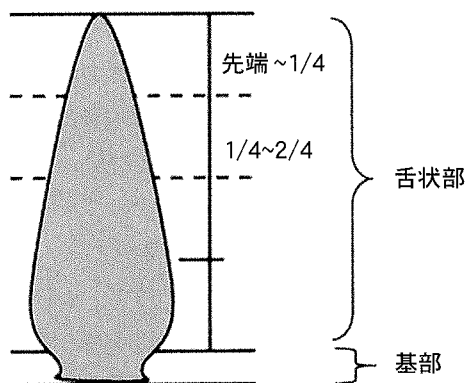


図-5 ヘリクリサム総苞片における部位分け

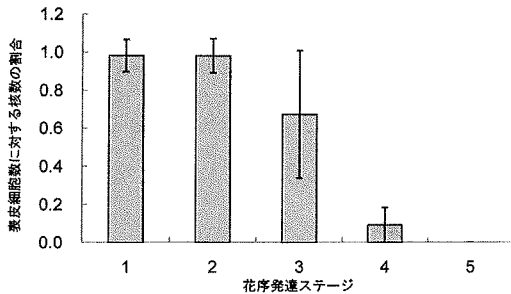


図-6 花序の発達に伴う花葉先端部位の表皮細胞数に対する核数の割合
バーは標準誤差 (n=3)

ジにつき3反復観察した。ヘリクリサム以外の乾膜質な花葉においても、核の存在の有無を観察した。

ヘリクリサムにおいては、花葉の先端から細胞死が起こり、核を失った死細胞になることが明らかになった。同時に、液胞も崩壊し細胞質が失われていった。ステージ5、すなわち開花前の段階で、最も内側の花葉の先端2分の1における核がほとんど消失していたことから(図-6)、細胞死は花序発達のかかなり早い段階から進行すると考えられた。ただし、花床と結合する花葉の基部は、生細胞から構成されていた。この部位ではすべてのステージで核の蛍光が観察でき、生細胞であった(データ略)。

ヘリクリサム以外の6種の植物の乾膜質な花葉についても花葉の基部については生細胞から構成されており、遅い開花ステージでも多くの核を観察できた。一方、乾膜質である部位については先端部および中央部の両方において核を検出できず死細胞であると考えられた(データ略)。

4. 細胞の形態はどうなっているか

花葉が死んでいるにもかかわらず、しおれずに美しさを保つのは一体なぜだろうか。乾膜質な花葉における細胞形態を詳細に観察した。

4-1. 光学顕微鏡 (LM) による細胞形態の観察

1 μ m切片を作製し、サフラニン染色の後、カナダバルサムで封入して光学顕微鏡 (BX60, オリンパス株式会社) を用いて観察した。

キク花卉およびキク総苞片においては細胞間隙の多い海綿状の組織が観察されたのに対し、ヘリクリサム花葉では、細胞同士が密に接合しており、海綿状の組織が認められず、細胞間隙も全くなかった(図-7 A-C)。ヘリクリサム以外の6種の植物種の乾膜質な花葉についても同様であった。

細胞の大きさも異なっていた。キク花卉およびキク総苞片と比較して、ヘリクリサム花葉など乾膜質な花葉では細胞径が非常に小さかった。花葉の厚さもキク花卉およびキク総苞片は200 μ m以上あったのに対し、乾膜質な花葉では10 μ m (ローダンセ花葉) ~ 100 μ m (センニチコウ苞葉) と薄かった(図-7 C-I)。ハナカン

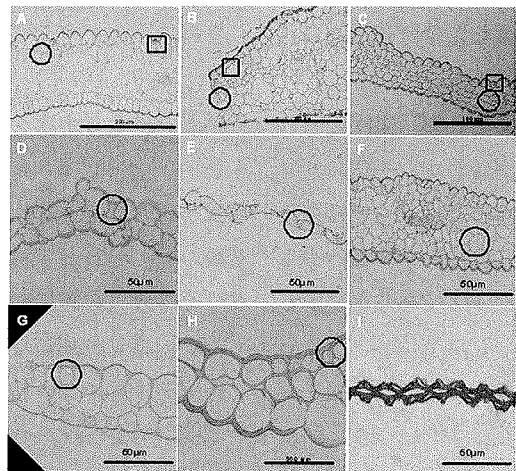


図-7 植物の花葉組織における組織断面のLM写真

A: キク花卉, B: キク総苞片, C: ヘリクリサム総苞片, D: ハナカンザシ総苞片, E: ローダンセ総苞片, F: キセランセマム総苞片, G: センニチコウ苞葉, H: キバナセンニチコウ苞葉, I: スターチスぐく片
□: 図-8のTEM写真の表皮細胞に対応
○: 図-8のTEM写真の内部の細胞に対応

ザシ花葉については2細胞層，ローダンセ花葉については1細胞層しか存在しない薄い花葉であった（図-7 D, E）。

以上より，サイズの小さい細胞が密に接着して，空間なく花葉を構成していることで，乾燥しても組織構造を保持できると考えられた。しかし，乾燥しても細胞の形状が変形しないことには細胞壁に特徴があると考えられたため，さらに詳細に観察を行った。

4-2.透過型電子顕微鏡（TEM）および走査型電子顕微鏡（SEM）による細胞壁の観察

TEMによる観察においては，サンプルを3%グルタルアルデヒドで前固定し，2%四酸化オスミウムで後固定した。エタノールシリーズで脱水しプロピレンオキシドで置換した後，エポキシ樹脂に包埋した。超薄切片を作製し，2%酢酸ウラン水溶液およびReynoldsのクエン酸鉛溶液で二重染色し，透過型電子顕微鏡（JEM-1220, JOEL）を用いて3.5 kVの加速電圧でサンプルを観察した。

ヘリクリサム，ハナカンザシ，ローダンセおよびキセランセマムの花葉である総苞片の内部の細胞において，一次細胞壁の内側に凸凹に肥厚した二次細胞壁が観察された（図-8 C-F）。

センニチコウおよびキバナセンニチコウの花葉である苞葉において，一次細胞壁の内側に均一に肥厚した二次細胞壁が観察された（図-8 G, H）。スターチスの花葉であるがくにおいて，細胞が変形しており一次細胞壁および二次細胞壁の区別は難しかったが，つぶれた細胞1つ1つの細胞壁はひだ状に肥厚しており，二次細胞壁の存在を示していた（図-8 I）。一方，キクにおいては，一次細胞壁のみ観察され，乾膜質な花葉のように肥厚した二次細胞壁の存在

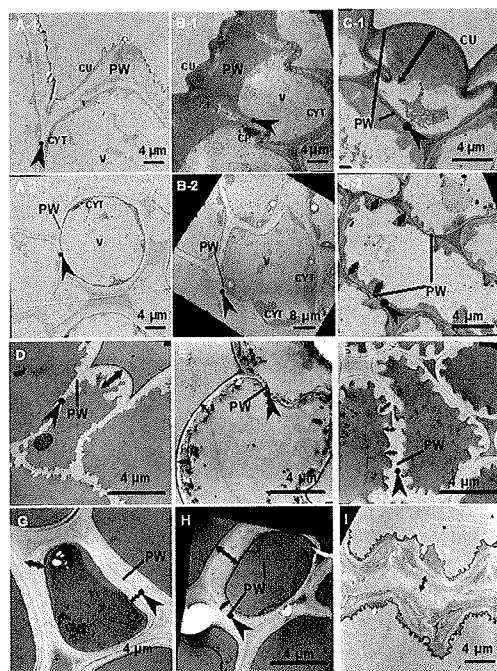


図-8 植物の花葉組織における組織断面のTEM写真

A: キク花弁, B: キク総苞片, C: ヘリクリサム総苞片, D: ハナカンザシ総苞片, E: ローダンセ総苞片, F: キセランセマム総苞片, G: センニチコウ苞葉, H: キバナセンニチコウ苞葉, I: スターチスがく片, CYT: 細胞質, V: 液胞, PW: 一次細胞壁,

➤: 細胞間層(中葉), ⇔: 二次細胞壁
A-1, B-1 および C-1 は表皮細胞, A-2, B-2 および C-2 は内部の細胞

は観察されなかった（図-8 A, B）。

SEMによる観察においては，TEMによる観察と同様に固定・脱水し，t-ブチルアルコールで置換後，凍結乾燥した。イオンスプッター（JFC-1100E, JEOL）で金コーティングを行い，走査型電子顕微鏡（JSM-6060, JEOL）を用いてサンプルを観察した。

ヘリクリサム，ハナカンザシ，ローダンセおよびキセランセマムの花葉である総苞片の内部の細胞において，二次細胞壁は突縁部が網目状あるいは縞状に肥厚していた（図-9 C-F）。セ

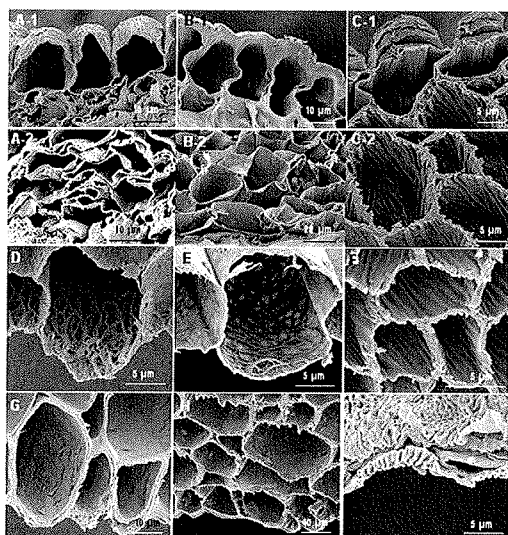


図-9 植物の花葉組織における組織断面のSEM写真

A: キク花弁, B: キク総苞片, C: ヘリクリサム総苞片, D: ハナカンザシ総苞片, E: ローダゲセ総苞片, F: キセランセマム総苞片, G: センニチコウ苞葉, H: キバナセンニチコウ苞葉, I: スターチスがく片

A-1, B-1 および C-1 は表皮細胞, A-2, B-2 および C-2 は内部の細胞

ンニチコウおよびキバナセンニチコウの花葉である苞葉において、二次細胞壁は層状に肥厚していた(図-9 G, H)。スターチスの花葉であるがくにおいて、二次細胞壁は膜状に肥厚していた(図-9 I)。一方、キクにおいては、一次細胞壁のみ観察され、乾膜質な花葉のように肥厚した二次細胞壁の存在は観察されなかった(図-9 A, B)。

以上より、乾膜質な花葉は、すべての細胞において共通して二次細胞壁を有することが明らかとなった。通常、柔組織から構成される花葉には二次細胞壁は形成されないため、これは興味深い現象である。また、乾膜質な花葉における二次細胞壁の肥厚形態は様々であった。これらの二次細胞壁は物理的な支持体となって、乾膜質な花葉を乾燥条件下でもしおれずに保持す

る働きがあると考えられた。

4-3. 花葉の細胞壁における複屈折性の検出

乾膜質な花葉においても、二次細胞壁が有する複屈折性を検出できるかを調査した。複屈折性とは、ある種の物質が光線を透過させるとき、偏光方向によって異なる屈折率を持つ現象をいう。複屈折性は偏光顕微鏡で検出できる^{7, 8, 9)}。二次細胞壁においては、複屈折性を持つセルロース微繊維が同一方向に整然と配列し結晶特性を持つ^{10, 11)}ため、複屈折性が強まり偏光顕微鏡で観察できる¹²⁾のに対して、一次細胞壁においてはセルロースがランダムに配列しているため、複屈折性は持たず、偏光顕微鏡では観察できない。

FAA 溶液(100%エタノール:蒸留水:ホルマリン:酢酸=12:6:1:1 (v/v))で、それぞれの花葉を固定した。エタノールシリーズで脱水し、レジン液(Technobit 7100, Kulzer)に置換した。5 μmの横断切片を作製し、偏光顕微鏡(BHA-751P, Olympus)で観察して複屈折性を検出した。

7種の乾膜質な花葉の二次細胞壁はいずれもキクの花弁および総苞片における木部の二次細胞壁(図-10 A, B)と同じく複屈折性が検出できた(図-10 C-I)。セルロース配向を持つ細胞壁を有する細胞から構成されていることが明らかとなった。一方、キクにおいては木部と表皮を除く柔組織部分では複屈折性は検出できなかった(図-10 A, B)。

以上より、乾膜質な花葉で見られた細胞壁は、いずれの場合も、二次細胞壁の特徴を示すセルロース配向を示すことがわかった。

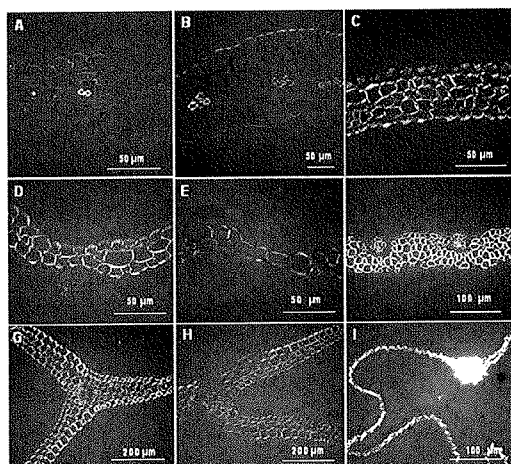


図-10 植物の花葉組織における組織断面の偏光顕微鏡写真（白色部が複屈折性を示す）

A: キク花弁, B: キク総苞片, C: ヘリクリサム総苞片, D: ハナカンザシ総苞片, E: ローダンセ総苞片, F: キセランセマム総苞片, G: センニチコウ苞葉, H: キバナセンニチコウ苞葉, I: スターチスく片

5. 花葉は木質化しているのか

木質化した樹材において、組織の強度は、セルロース同士を接着する役割をもつリグニンが二次細胞壁に沈着することにより増強されている。乾膜質な花葉においても、リグニンが沈着し、物理的強度を高めている可能性がある。そこで、ヘリクリサムをはじめとした乾膜質な花葉において、モイレ反応およびフロログルシン塩酸反応によるリグニン染色を行った（データ略）。

ヘリクリサムの花葉においてリグニンが含まれるという報告¹³⁾はあるが、染色実験の結果から、ヘリクリサムの花葉のすべての細胞においてリグニンの存在は確認できなかった。ただし、背軸側にはリグニンとは異なった発色がみられたことから、何らかのフェニルプロパノイド系の物質が沈着していると考えられた。その他の6種の乾膜質な花葉においても、道管などの木部を除いてリグニンの含有を示す染色は認めら

れなかった。よって、乾膜質な花葉の組織構造の保持は、リグニンの蓄積を伴った木質化によるものではないと考えられた。

6. おわりに

乾燥してもしおれずに美しさを保つ花では、サイズの小さい細胞が密に接着して花葉を構成していた。さらに、すべての細胞においてセルロース配向をもつ二次細胞壁を発達させることで、乾燥してもしおれずに組織構造を保持できると考えられた。

では、花色が美しく保たれるのはなぜだろうか。ここでは、ヘリクリサムの花色を例として、その色素種、色素の存在様式について簡単に触れておく。黄色の花色を呈するヘリクリサムの主要色素はカルコン^{14, 15)}、オーロン^{16, 17)}といわれている。花葉が赤色のヘリクリサム‘モンストローザ’の花葉においては、含有色素はシアニジン型アントシアニンであることが調査によりわかった。これらは、一般的に乾膜質でない花においても花弁に含まれる色素種である。ただし、乾膜質でない花葉では水溶性の色素は表皮細胞あるいはその直下の細胞の液胞にのみ存在するのに対して、ヘリクリサムの花葉では色素はすべての細胞における細胞壁に沈着しているように観察された。

色素の退色は水和あるいは酸化によって引き起こされる。アントシアニンは、芳香環同士の疎水結合による自己会合によって安定化する¹⁸⁾。実際、生花においても、液胞内においてアントシアニンが凝集し、結晶体あるいは高分子体の形で存在する場合^{19, 20, 21, 22)}がある。これにより、水和を受けにくくなり、アントシアニンは安定化されているものと思われる。花色が美しく保たれる乾膜質な花葉においても、水が失わ

れることで色素の自己会合や細胞壁成分との結合が起こりやすくなっているのかもしれない。

引用文献

- 1) Nowak, J. and R. M. Rudnicki. 1990. Postharvest handling and storage of cut flowers, florist greens, and potted plants. Timber Press, Inc., Portland, OR.
- 2) 堀田 満. 1989. ムギワラギク属, p. 516. 堀田 満・緒方 健・新田あや・星川清親・柳 宗民・山崎耕字編著. 世界有用植物事典. 平凡社. 東京.
- 3) 三井哲夫・満田久輝・秦 忠夫. 1957. 農芸化学実験書 第1巻, p. 129-131. 産業図書. 東京.
- 4) トロール・ウィルヘルム. 2004. トロール図説植物形態学ハンドブック(中村信一・戸部 博訳) p. 562-565. 朝倉書店. 東京.
- 5) テイツ, L.・E. ザイガー. 2004. 水と植物細胞, p. 33. 植物生理学(西谷和彦・島崎研一郎 監訳). 培風館. 東京.
- 6) Gladish, D. K., J. Xu and T. Niki. 2006. Apoptosis-like programmed cell death occurs in procambium and ground meristem of pea (*Pisum sativum*) root tips exposed to sudden flooding. *Ann. Bot.* 97: 895-902.
- 7) Jang, H. F. 1998. Measurement of fibril angle in wood fibres with polarization confocal microscopy. *J. Pulp. Pap. Sci.* 24: 224-230.
- 8) Leney, L. 1981. A technique for measuring fibril angle using polarized light. *Wood Fib.* 13: 13-16.
- 9) Lev-Yadun, S. 1997. Fibres and fibre-sclereids in wild-type *Arabidopsis thaliana*. *Ann. Bot.* 80: 125-129.
- 10) Smith, B. G., P. J. Harris, L. D. Melton and R. H. Newman. 1998. Crystalline cellulose in hydrated primary cell walls of three monocotyledons and one dicotyledon. *Plant Cell Physiol.* 39: 711-720.
- 11) Taiz, L. and E. Zeiger. 2002. *Plant Physiology*. p. 363. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, MA.
- 12) Evert, R. F. 2006. Esau's plant anatomy. Meristems, cells, and tissues of the plant body: their structure, function, and development. p. 8-9. Hoboken, John Wiley & Sons, Inc. NJ.
- 13) Kisiel, W. 1980. Lignans from *Helichrysum bracteatum*. *Planta Medica*. 38: 285-287.
- 14) Rimpler, H. and R. Haensel. 1965. Two new chalcone pigments from *Helichrysum bracteatum*. *Arch. Pharm.* 298: 838-847.
- 15) Krishnamoorthy, V. and T. R. Seshadri. 1966. Occurrence of 3,4,2',4',6'-pentahydroxychalcone in the petals of *Helichrysum bracteatum*. *Curr. Sci.* 35: 609-610.
- 16) Haensel, R. and L. Langhammer. 1963. *Helichrysum bracteatum*. Identity of natural bracteatin with synthetic 4,6,3',4',5'-pentahydroxyaurone. *Arch. Pharm.* 296: 619-622.
- 17) Farkas, L. and L. Pallos. Aurones and aurone glycosides. X. Synthesis and definite structure proof of bractein, a glucoside from *Helichrysum bracteatum*. *Magyar Kemiai Folyoirat* 71: 479-481.
- 18) 吉田久美. 1992. 精密構造認識に基づくアントシアニンの分子会合. 名古屋大学大学院農学研究科学位論文.
- 19) Yasuda, H. 1974. Studies on "bluing

effect" in the petals of red rose. II. Observation on the development of the tannin body in the upper epidermal cells of bluing petals. Cytologia 39: 107-112.

20) Hemleben, V. 1981. Anthocyanin carrying structures in specific genotypes of *Matthiola incana* R.Br. Z. Naturforsch 36: 925-927.

21) Markham, K. R., K. G. Ryan, K. S. Gould

and G. K. Rickards. 2000. Cell wall sited flavonoids in *lisianthus* flower petals. Phytochemistry 54: 681-687.

22) Zhang, H., L. Wang, S. Deroles, R. Bennett and K. Davies. 2006. New insight into the structures and formation of anthocyanic vacuolar inclusions in flower petals. BMC Plant Biol. 6: 29.

豊かな稔りに...



確かな技術で、ニッポンの米作りを応援します。

安全で安心して使えます
（農薬登録、農薬（化学物質）
使用期限、使用回数を守りましょう）
石原は「食の安全」を大切にします



高葉齢のノビエにすぐれた効き目！
フルセトスルフロ



石原の新規水稻除草剤

スゲダチ

1キロ粒剤

フルチャー

1キロ粒剤
ジャンボ

フルアース

1キロ粒剤

フルイニグ

1キロ粒剤

オクスエドル

1キロ粒剤

アンカーマン

DF

ハードパンチ

DF



石原産業株式会社
石原バイオサイエンス株式会社

〒112-0004 東京都文京区後楽1丁目4番14号

ホームページ <http://www.iskweb.co.jp/lb/>