

植物の 百科事典

石井龍一
岩槻邦男
竹中明夫
土橋 豊
長谷部光泰
矢原徹一
和田正三
編

朝倉書店

3

植物のかたち

総論

この世に存在するもので形のないものはない。すべての生命現象は分子の相互作用を介して引き起こされており、「かたち」の関係しない生命現象も存在しない。したがって、ある「かたち」を研究するということは、高次の「かたち」を分解し、どのような低次の「かたち」からできているかを明らかにすること、そして、低次の「かたち」がどのようなメカニズムで高次の「かたち」へとつくり上げられていくかを研究することにほかならない。一方、現象から「かたち」があるであろうと予想されるものの、実際には「かたち」が見えないことはしばしばあり、見えない「かたち」が見えるようにすることも「かたち」の研究の大きな課題である。したがって、「かたち」の研究は観察技術の開発と一体となって進んできた。

外部形態による形の理解は、光学顕微鏡の発明により、19世紀から20世紀初頭にかけて、組織、細胞レベルでの理解へと進んだ。たとえば、植物の地上部を生み出す源である茎頂分裂組織も外見上は類似しているが、実は、多細胞と単細胞のものがあり、系統によって大きく異なっていることがわかってきた。そして、単細胞性茎頂から多細胞性茎頂への進化、ひいては陸上植物体制の進化に重要な知見を与えてくれた。20世紀における電子顕微鏡の開発は細胞小器官をはじめとする細胞形態について多くの新発見を導いた。また、細胞内共生など細胞形態進化のみならず生物進化全般にかかわる発見をも加えた。20世紀後半の分子生物学の発展は、形態を遺伝子のレベルの分解能で観察することを可能とし、かたちづくりについて多くの新たな知見を加えつつある。たとえば、どうして外見上ほとんど均一に見える初期胚がさまざまな形態をもった器官へと分化しうるのかという理由が、形態形成にかかわる遺伝子機能の解析からわかってきた。細胞の集まりの中で、複数の遺伝子が、異なった場所、異なった時間に特定の細胞ではたらくことにより、ほぼ均質だった細胞

の集まりが、異なった細胞の集まり、器官へと分化していくことになるのである。

遺伝子レベルでの研究は、新たな観察方法を可能にした。生きたままで細胞小器官、細胞、そして器官の形態変化を長時間観察する方法である。光学顕微鏡では生体観察が可能だが、高倍率で観察することは不可能である。一方、電子顕微鏡観察をするには細胞を殺さなければならない。生きたままに近い状態で殺す、すなわち、固定するためにさまざまな試薬や方法が開発されてきた。そして、生きていたときに近い状態を観察することがある程度可能になってきた。しかし、電子顕微鏡では生きたままの状態で細胞や細胞小器官、そしてタンパク質や脂質などの細胞構成物質の「動態」を観察することは困難である。電子顕微鏡では見えないものをなんとか光学顕微鏡で見られないか。蛍光タンパク質とよばれるタンパク質の発見がこのジレンマ脱出のブレークスルーとなった。オワンクラゲや一部のサンゴなどは特有の蛍光タンパク質をもち、特定の波長の光を当てると蛍光を発する。遺伝子組換え技術を用いれば、特定のタンパク質に蛍光タンパク質をつなぐことができる。たとえば、微小管タンパク質であるチューブリン遺伝子にオワンクラゲの緑色蛍光タンパク質 (green fluorescent protein : GFP) 遺伝子をつなげてやる。するとチューブリンタンパク質と GFP との融合タンパク質が細胞内で作られる。融合タンパク質は細胞内で細胞骨格を形成する。チューブリンは、光学顕微鏡では見えないが、GFP との融合チューブリンは特定の波長の光を与えると緑の蛍光を発するので光学顕微鏡でも観察できる。このような方法で、多くのタンパク質の動態が明らかになってきた。さらに、特定の細胞小器官だけに存在するタンパク質と GFP の融合タンパク質をつくれれば、細胞小器官を光学顕微鏡で連続観察することも可能となる。たとえば、液胞膜の上だけにだけある ATPase 遺伝子と GFP と

の融合タンパク質は液胞膜の上だけに存在し、液胞膜だけを可視化することができる。GFP以外にもさまざまな波長の蛍光を発するタンパク質の開発が進んでおり、同時にいくつものタンパク質、細胞小器官を可視化することも可能になってきた。蛍光タンパク質は細胞小器官だけでなく、器官の可視化にも応用可能である。特定の器官原基で発現する遺伝子との融合タンパク質をつくれれば、その器官を発生過程を通じて観察することが可能となる。この際の問題点は、組織内部をどのように観察するかである。レーザーの利用によって、ある程度の組織内部の観察は可能になってきたが、今後さらなる技術開発が求められている。

以上のような観察技術の進展に伴って、形態自体の観察とともに、形態がどのように進化してきたかの道筋も明らかになってきた。遺伝物質である核酸が膜で包まれた構造、それが初期の生命体であったと推定されている。その後の細胞形態の進化は、遺伝子多様化に伴う、膜系と細胞骨格系の進化に代表される。ほとんどの細胞小器官はすべての真核生物で共有されているので、真核生物進化の初期段階までに確立されていたと推定される。小胞体、ゴルジ体、ペルオキシソーム、液胞をはじめとする膜系細胞小器官がどのように進化してきたのかはよくわかっていない。細胞進化は化石記録にたよることができないため、現生生物における研究から過去を推定することになる。小項目に見られるようにこれらの細胞小器官の形成、転換の分子機構が徐々に明らかになりつつあり、今後の進展が期待できる。細胞骨格系は細胞骨格そのものはもとより、細胞分裂、細胞内の物質や細胞小器官の配置などの役割も担っている。単細胞生物は細胞分裂によって二つの同じ細胞に分かれる。一方、多細胞生物は、細胞分裂によって異なった性質の細胞をつくり出すことがほとんどである。不等分裂には、細胞骨格系を介した物質の不均等分配が重要な役割を果たしている。多細胞生物は、後生動物、緑色植物をはじめ複数回、独立に進化したことが系統解析よりわかってきた。多細胞化における不等分裂機構の共通性と多様性を明らかにすることは、多細胞生物進化の一

般則を明らかにする第一歩となるだろう。ミトコンドリアと色素体は、それぞれ祖先単細胞生物への α プロテオバクテリアとシアノバクテリアの共生によって起源した。また、これら一次共生が成立したあとで、真核生物から真核生物への二次共生が複数回起こったことがわかってきた。しかし、どのような分子機構を用いて異なった生物を自己の一部に取り込み、飼いつづけたのかはよくわかっていない。

多細胞生物は発生過程を経て生体となる。陸上多細胞生物の二つの大きな系統である後生動物と陸上植物は単細胞の共通祖先から独立に進化した。それゆえ、両者の多細胞発生過程は多くの点で異なっている。もっとも大きな違いは、後生動物では発生過程で細胞が移動できるが、陸上植物の細胞は移動できないことである。これは、植物細胞が細胞壁におおわれている点に起因しており、積み木を積み上がるように発生が進む。細胞が動けないために細胞分裂方向、細胞伸長方向の制御が植物の発生過程の根幹となる。このことは、細胞レベル以上の高次生物現象である発生過程が、細胞分裂伸長という細胞レベルの生物現象に大きく依存していることを示している。細胞レベルの現象が発生過程に影響するのは細胞分裂伸長に限らない。PINFORMEDタンパク質(PIN)は植物ホルモンオーキシンを細胞から排出するポンプ作用にかかわるタンパク質である。オーキシンの植物体内における分布の変化は茎頂、根端の二分分裂組織での形態形成に大きな影響を与える。PINが細胞の下側にあればオーキシンは上から下へ、上側にあれば下から上へ移動する。PINの細胞局在は細胞小器官によって制御されており、細胞内の現象が発生過程に重要であることのよい例である。発生過程における多様な細胞の振る舞いを考えると、発生過程における細胞制御に関するわれわれの理解がまだまだ十分でなく、今後の研究の進展がおおいに期待される。

多細胞体制は、受精卵という単細胞からはじまる。陸上植物全般において受精卵の最初の分裂時に、頂端細胞と基部細胞が形成され、頂端細胞が茎頂先端分裂組織になるので、この時点で発生

頂端基部軸が決定されていることになる。この頂端基部軸形成が、どのような引き金によって、どのような分子を介して行われているのかはまだわかっていない。つぎに、この上下軸に従って、PINタンパク質の細胞内局在変化が起こり、オーキシンの流れができる。オーキシンの分布は多細胞体内の位置情報として機能していると考えられており、オーキシンによって誘導される一連の遺伝子がさらに細かい位置情報をつくり上げ、胚発生が進行していると推定されている。このような情報シグナル分子はモルフォゲン（形原）とよばれる。形原に対する感受性の異なる複数の遺伝子があれば、これらの遺伝子が形原濃度に応じて異なった時間空間で発現することとなり、空間に時間位置情報をつくり上げることができる。オーキシンによって誘導される遺伝子はオーキシンの合成・分解に関係している場合もあり、フィードバック制御系が存在している。フィードバックとは、入力と出力がある系において、出力側の信号が入力側に影響を与える系である。出力側が入力信号を弱めるときと強めるときがあり、前者を負のフィードバック、後者を正のフィードバックとよぶ。負のフィードバックでは、出力信号が強くなると入力信号が抑えられ弱くなる。すると、入力信号の減退に伴い、出力信号が弱くなり、逆に入力信号が強くなる。この繰り返しによって反応が自動制御されることになり、一定の状態が振動しつつ保たれることになる。オーキシンに限らず、発生過程にはさまざまな負のフィードバックが機能していることがわかってきた。多数のフィードバック反応系の存在自体が発生の分子実態の一つであり、この反応系がどのように協調して機能しているのかを明らかにする研究が盛んに行われている。しかし、数個の反応の場合は簡単に理解できるが、1万以上の遺伝子が関与する複雑な発生過程を人間が理解できるようにするにはどうしたらよいか、バイオイノマトイクスの大きな課題であろう。

発生過程はEscherのDrawing Handsという絵にたとえられることがある。この絵には二つの

手が描かれ、それぞれの手がもう一方の手を描いている。発生過程では、遺伝子産物であるタンパク質が発生過程を進行させ、ある「かたち」をつくりあげる。すると、できあがった「かたち」に従って新しい遺伝子発現が引き起こされる。したがって、発生過程は一連の過程であり、通常、途中段階をスキップして発生を進めることは困難であると考えられている。この現象は発生拘束とよばれ、脊椎動物の異なった系統が発生過程において、尾芽胚という類似した胚段階を経て発生が進むのは、この段階に発生拘束があるからだろうと考えられている。一方、陸上植物の場合、発生拘束に該当する発生段階は受精卵の最初の分裂で頂端基部軸ができることくらいである。このことは、陸上植物の発生過程ならびに結果としてできる体制が系統ごとに本質的に異なったものである可能性を示唆しているのかもしれない。今後、異なった分類群での発生遺伝子機能の解明によりこの問題がより具体的に議論できるようになるだろう。

植物の形を考えるうえで動物にない大きな特徴は、1倍体と2倍体世代があることである。陸上植物にもっとも近縁な現生緑藻類であるシャジクモ藻類は1倍体世代に多細胞体制をつくり、2倍体になるのは受精卵だけである。一方、陸上植物はコケ植物、シダ植物、種子植物へと進化する段階で、1倍体優占から2倍体優占へと生活史が進化してきた。この過程で発生系がどのように変化したのかは植物形態進化の根幹といえるが、あまり多くのことはわかっていない。

生き物は多様な「かたち」をもち、その形成機構を明らかにすることは生物学の大きな魅力の一つである。しかし、その機構にはまだまだたくさんの謎が残っている。いくつかの生物でゲノム解読が進行し、個々の生物がどのような遺伝子をもっているかが明らかになってきた。そのような状況のもと、それらの遺伝子がどのように振る舞い、「かたち」をつくり上げているのかの研究が進展している。数年後には「かたちづくり」について現在の常識がくつがえっていることが多々あることを期待したい。

[長谷部光泰]

胞の構造である。花粉管は、最終的に助細胞により胚嚢へと誘引される。

胚嚢に侵入した花粉管は、助細胞との相互作用により先端が破裂し、内容物を放出する。この相互作用が成立しないと、花粉管が伸長を停止せず、胚嚢内を伸長し続ける。花粉管の内容物放出に伴い、片側の助細胞が選択的に退化し、卵細胞や中央細胞の外側に花粉管および助細胞の内容物で満たされた領域ができる。精細胞を包んでいた栄養細胞由来の膜も、花粉管内容物の放出過程で消失する。二つの精細胞は、未知の機構により卵細胞および中央細胞に接するように輸送される。この時期の精細胞には細胞壁がなく、また卵細胞や中央細胞も頂端側では細胞壁をもたない。このため、被子植物においても、雌雄配偶子の細胞膜が融合することで、受精が達成される。受精に必須な精細胞の細胞膜タンパク質 GCS1 が被子植物において発見され、広く原生動物から植物系統に至るまで保存されていることが近年明らかとなった。なぜ二つの精細胞が確実に別の相手と受精できるかといった仕組みについては、まったく明らかになっていない。受精ののち、雌雄に由来する核が合一し（カリオガミー）、胚発生および胚乳形成が進行していく。胚の核相は $2n$ であり、胚乳の核相は普通 $3n$ である。

裸子植物においても、重複受精の原型ととれるような受精機構が見られる。マオウ門では、花粉管内部に精子は形成されず、精細胞に含まれる二つの核が卵細胞内の二つの核と合一する。しかし、分子系統解析の結果では、被子植物はむしろ精子をつくるイチョウヤソテツなどに近い祖先から派生した可能性が示唆されている。また、裸子植物では、胚乳は雌性配偶体のみからつくられる構造であり、被子植物のそれとは大きく異なる。近年、被子植物の胚乳におけるゲノムインプリンティングの研究が進展している。胚乳において、中央細胞に由来する母親ゲノムは胚乳形成を負に制御し、精細胞に由来する父親ゲノムは胚乳形成を正に制御する傾向がある。重複受精により父親ゲノムが加わることは被子植物の胚乳形成に必須である。

[東山 哲也]

c. 全能性

「細胞が、その種のすべての組織や器官を分化して完全な個体を形成する能力」と定義される。一世代で考えれば、この定義にあたる細胞は受精卵しかない。世代をこえることを許せば、生殖細胞系列の細胞はつぎの世代で受精卵となりうるので、全能性をもっていることになる。これまで動植物を通じて、受精卵以外の細胞を受精卵の状態に変化させたという確たる実験例はない。植物細胞は植物ホルモンであるオーキシンやサイトカイニン濃度を調整して培養することでカルスとよばれる細胞塊へと変化させることができる。カルスは脱分化した細胞であると考えられており、このように分化状態を簡便に変化させうる実験系は全能性研究に大きな役割を果たしている。カルスから体細胞不定胚形成によって胚を誘導することができる。しかし、カルスの細胞が受精卵の状態に戻って正常胚発生過程を繰り返しているのではなく、胚発生の途中段階の分裂組織（メリステム）へと変化した可能性がある。クローン動物は受精卵の核を除去し、残った細胞質に体細胞の核を移植して胚発生を進行させる。したがって、体細胞の核は受精卵の核に近い状態に再プログラムされているが、体細胞そのものを受精卵へと変化させているわけではない。したがって、現状のどんな技術を用いても、動物、植物を通じて一度分化した体細胞を受精卵に戻すことはできていない。さらに、クローン動物は核提供個体と比べてクロマチン構造、DNA 修飾の状態が異なっており、器官における遺伝子発現はもとより、寿命など表現型の一部が異なっている。一方で、植物細胞の場合は、受精卵に戻るかどうかは別として、調べられた限り親と区別できないクローン個体を容易につくり出すことができる。動物と植物において、どうしてこのような違いが起きるのかは両者の発生過程における DNA 修飾、クロマチン状態の変化など、発生の根幹にかかわる部分が異なっている可能性を示唆しており、今後の研究が期待される。

体細胞を生殖細胞系列の細胞へ転換させることは動植物を問わず可能である。陸上植物は茎頂分裂組織にある幹細胞群が、栄養成長期から生殖成長期に移行すると生殖細胞を形成するようになる。したがって、体細胞を茎頂分裂組織の幹細胞に転換すれば、結果として、生殖細胞をつくれることになる。後生動物は、陸上植物よりも生殖細胞の分化が早く、発生初期段階において体細胞から分離され、その後、体細胞から生殖細胞がつけられることはまれである。胚性幹細胞（ES細胞）は、多能性をもち、ほとんどの組織や器官を分化させる能力をもつ。したがって、結果として生殖細胞をつくりだす能力をもっている。一部の体細胞において、特定の遺伝子を人為的に発現させることで胚性幹細胞と現状において区別できない状態に転換させることが可能となり、研究成果が期待されている。これらの遺伝子の一部は植物にもオーソログ遺伝子が存在し、植物と動物の体細胞から生殖細胞への分化転換の分子機構の相違点を明らかにするための今後の研究の展開が期待される。

[長谷部光泰]

d. 無配生殖

無配生殖（アポガミー）とは狭義には、受精することなしに植物の配偶体から胞子体が発生する現象のことをいう。通常は、配偶体と同じ核相（一般的に単相 n ）の胞子体が形成されることになる。これを繰り返せば、植物体の核相がどんどん半減していくことになる。当然ながら、半数体（1倍体）以下の核相で生存できることはほとんどないので、そのようなことが自然界で継続的に起こることはまずない。

逆に、胞子体の一部から胞子を経ることなく配偶体が形成される現象は無胞子生殖（アポスポリー）とよばれる。この場合は、胞子体と同じ核相（一般的に複相 $2n$ ）の配偶体が形成されることになる。無胞子生殖を繰り返せば、植物体の核相はどんどん倍加して、4倍体、8倍体などになっていくことになる。こちらも、自然界において8倍体以上はまれなので、無胞子生殖についても、そのようなことは継続的に起きてはいないと考えられる。

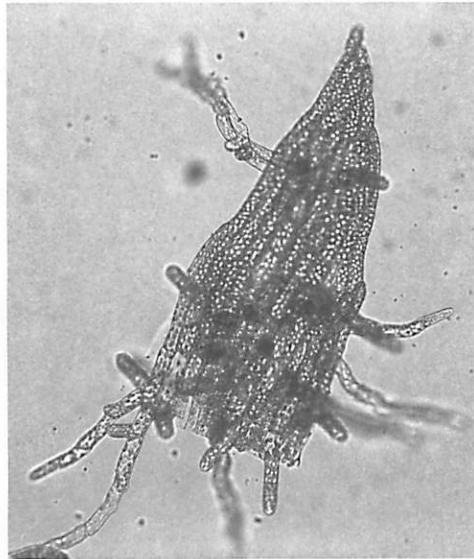


図 1.38 ヒメツリガネゴケの葉細胞から多能性幹細胞への転換（基礎生物学研究所・村田隆氏提供）（口絵5）

ヒメツリガネゴケの葉細胞は切断などの刺激を受けると、ほとんどすべての組織や器官を形成する能力（多能性）をもった頂端細胞（糸状の組織の先端に位置する）へと転換する。

a. 孢子・花粉

植物は1倍体と2倍体の二つの世代が交代する生活史をもっている。孢子は1倍体世代の出発点で、2倍体の孢子母細胞の減数分裂によってできる。したがって、陸上植物に限らず、世代交代する藻類、菌類は孢子を形成する。孢子形成には減数分裂が伴い、減数分裂でできる孢子は遺伝子組換えにより、2倍体親とは異なった遺伝子型をもつようになる。異なった遺伝子セットをつくるのが有性生殖の本質であるから、この点で陸上植物の孢子形成は有性生殖の手段である。一方、藻類、菌類では、1倍体や2倍体が体細胞分裂によって孢子形成をする場合がある。この場合、孢子の遺伝子型は親と同じであり、栄養孢子として真正孢子から区別する。したがって、陸上植物の孢子はすべて真正孢子であり、有性生殖に寄与している。

コケ植物やシダ植物のほとんどは同形孢子をつくり、孢子段階で雌雄が分かれていない。孢子発芽してできた配偶体に造卵器、造精器が分化してはじめて雌雄が生まれる。したがって、これらの植物の孢子繁殖は栄養生殖や無性生殖に含められることがある。しかし、雄雌があることが有性生殖の本質ではなく、親と異なった遺伝子型の子孫

をつくり出すことが有性生殖の本質であることが明らかになった今日、コケ植物とシダ植物の孢子繁殖は有性生殖に含めるのが妥当だろう。

陸上植物の祖先は同形孢子を形成していたと考えられているが、小葉類、薄囊シダ類、種子植物で異形孢子性が進化した。異形孢子は孢子体につくられる異形孢子囊の中でつくられるので、2倍体の雌雄性決定遺伝子系によって形成される。異形孢子になると、同じ配偶体上で造卵器と造精器が同時にできることがなくなり、同じ配偶体由来の精子と卵が受精する機会が減る点で、遺伝子多様性創出に寄与している可能性がある。しかし、実際にどのくらいの効果があるかはいろいろな状況で変化するので一概に有利であるということとはできない。また、小葉類、シダ類では、異形孢子性の進化は水生生活と関連している。異形孢子が水生環境に適応的であるということを一般的に証明するのは難しいと思われるが、なんらかの関連がある可能性がある。

成熟孢子は1細胞からなり、発芽後、多細胞の配偶体を形成したうえで造精器、造卵器の中に配偶子細胞形成する。一方、成熟花粉は雄原細胞と栄養細胞からなり、雄原細胞が精子と相同であることを考えると、発芽前に配偶体発生過程を終了していることになる。 [長谷部光泰]

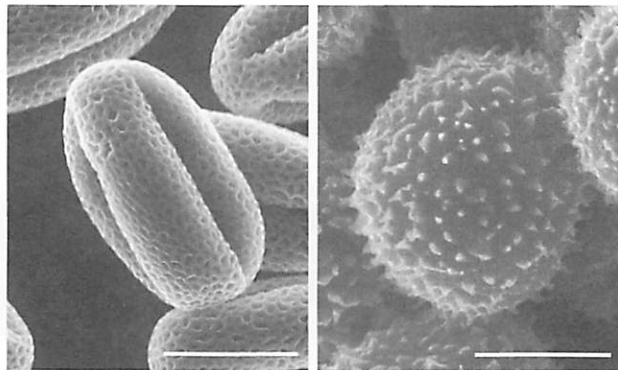


図 3.20 シロイヌナズナの花粉 (左) とヒメツリガネゴケの孢子 (右)
スケールは 10 μm .

b. 原糸体

シダ植物やコケ植物の胞子が発芽すると、多くの場合まず糸状の細胞が胞子から伸び出してくる。シダの場合には幅 $10\mu\text{m}$ ほどの細い透明な仮根の細胞と、幅 $20\mu\text{m}$ ほどの太めで葉緑体がびっしり詰まった原糸体の細胞である。コケでは仮根が出ないことがあり、その場合には原糸体だけが成長する。原糸体の太さ(幅)は光条件によって異なり、白色光や青色光では太く、赤色光下や暗黒下では細い傾向がある。しかし、シダの一種であるミズワラビの場合には胞子の中で数回の細胞分裂を繰り返すことが多く、発芽したときにはすでに数細胞の細胞列からなる前葉体となっている。原糸体とは管状の1本の細胞が分裂を繰り返しながら糸状に伸びた細胞列のことをいい、ミズワラビのような場合には原糸体とはいえない。シダの原糸体はほとんど分枝をしないが、コケの原糸体は頻繁に分枝する。一般に、原糸体細胞は明るい方向に向かって伸長し、仮根は光とは反対側に伸長する傾向が強い(図3.21)。

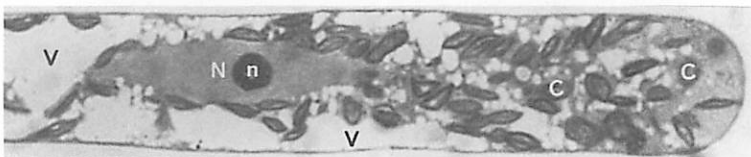
シダ植物では、一般に原糸体は前葉体になる前段階の生活形態であり、白色光下では胞子が発芽するとほとんど同時に二次元に広がった前葉体になってしまうため、原糸体の状態を観察するのは難しい。一方、赤色光下や非常に弱い白色光下では原糸体の状態を保ち、とくに赤色光下では細胞分裂の頻度が非常に低く押さえられており、ときには一つの細胞が 1mm ほどにもなる。ミズワラビの場合にも光条件によっては糸状の原糸体になる場合もある。このようにシダの場合、原糸体の形態をとるかどうかは大きく光条件やシダの種類に依存している。

原糸体細胞はその先端の半球状のドーム部で起こる新しい細胞壁の合成や小胞の融合による細胞膜の拡張によって、その部分が膨らむ、いわゆる先端成長をする。伸長する方向は、シダの場合には原糸体先端部の細胞膜近傍に多数存在するネオクロムとよばれる色素タンパク質(光受容体)に依存しており、光を吸収した活性型のネオクロムの多いところが成長の中心となる。したがって、光が来る方向が変わってドーム部の中心から外れたところに活性型のネオクロムが多くなれば、原糸体はそちらに曲がって成長してゆく。これが先端成長をする原糸体の光屈性現象である。コケの場合には光受容体は確定されていないが、シダ同様な機構で、成長方向の制御が起こっていると考えられる。

原糸体が伸長するためには、種々のタンパク質の合成が必要であるが、そのために核はつねに先端部から数十 μm 離れた部分に存在する。先端が伸長するに従って、核は先端からの距離を保ちながら細胞内を先端に向かって移動している。核は微小管とアクチン繊維という細胞骨格系によって先端との距離を保ち、先端部に向かって移動していると考えられている。

赤色光下で培養したシダの原糸体細胞に青色光(または白色光)を照射すると、原糸体の先端部で膨潤が起こり、その後同調的に細胞分裂が誘導される。赤色光下から暗黒下に移した場合にも細胞分裂が誘導されるが、そのタイミングは青色光下に比べて、非常に長い時間がかかる。細胞分裂の周期が光によって制御されているよい例である。

コケの原糸体には、細胞分裂面の入り方が違う2種類がある。分裂面が成長軸と直角に入る場合をクロロネマ、成長軸に斜めに入る場合をカウロネマという。⁹⁾[和田正三]



N: 核, C: 葉緑体, V: 液胞, n: 核小体

図3.21 赤色光下で伸長中のホウライシダ原糸体縦断切片の光学顕微鏡写真
先端成長する細胞に特徴的な細胞小器官の分布がみられる。

d. 葉状体, 前葉体

陸上植物に限れば、葉状体はコケ植物タイ類の一部およびツノゴケ類の配偶体、前葉体はシダ植物の配偶体の呼称である(図3.23)。葉状体は広義には菌類や藻類の葉状構造体にも使われる。コケ植物の葉状体、前葉体ともに胞子発芽後、原糸体段階を経て形成される。タイ類の葉状体は茎葉構造が退化したもので、腹側にある鱗片は葉が退化したものであると考えられている。もし、この推定が正しいならば、タイ類葉状体の鱗片以外の葉状をしている部分は茎が変形したものだと考えられる。一方、ツノゴケ類の葉状体にはこのような鱗片はない。葉状体の先端には頂端細胞が存在している。頂端細胞は藻類、コケ植物、シダ植物の地上部先端分裂組織にあり、さまざまな形態のものがある。頂端細胞から切り出された細胞の分裂と分化制御が葉状体か茎葉体かの違いを生み出していると推定されるが、その分子機構はよくわかっていない。

頂端細胞がどのくらい頂端細胞として維持されるのかはまだ結論が出ていない。シダ植物の場合、原糸体頂端細胞から前葉体頂端細胞へと連続的に変化する場合と、原糸体頂端細胞とは別に新たに前葉体頂端細胞ができる場合がある。前葉体の頂端細胞も一つの細胞が分裂し続けているのか、数個の細胞がかわるがわる分裂しているのか、一つの頂端細胞は一定回数しか分裂しないのか、などよくわからない点が多い。葉状体における頂端細胞形成維持の研究は前葉体との比較解析、進化過

程解明という点で興味深い、ほとんど行われていない。

陸上植物の祖先は配偶体世代優占の生活史をもっていたと推定されている。陸上植物の系統基部で分岐したコケ植物タイ類、ツノゴケ類が配偶体として葉状体を形成することから、陸上植物の共通祖先は茎葉体ではなく、葉状体のような配偶体をもっていたのだろうと考えられている。しかし、タイ類とツノゴケ類の葉状体は前述のように、たがいに構造が異なっていること、陸上植物の基部系統が高い統計的確度をもって推定できていないこと、はっきりした化石記録がないことからさらなる検討が必要である。

シダ植物には同形胞子を形成するものと異形胞子を形成するものがある。後者は大型で発芽後造卵器を形成する雌性胞子と小型で発芽後造精器を形成する雄性胞子の両方をつくる。前者はすべて同じ形の胞子を形成し、同形胞子は発芽後、同一の前葉体に造卵器と造精器を形成する。胞子は減数分裂のできる1倍体であるから、同じ前葉体由来の卵と精子が受精すると(自配受精)、完全なホモ個体ができることになり、有害遺伝子の作用で致死性が高くなるとともに、有性生殖のメリットがなくなってしまう。そこで、多くのシダ類では、造精器と造卵器を異なる時期に形成したりして自配受精を回避している。その顕著な例がフェロモンを使うシダ類である。初期に発芽し他の個体よりも早く成長した前葉体は、造卵器を形成するころにアンセリディオオーゲンというフェロモンを外部に分泌する。この発育段階の前葉体はアンセリディオオーゲン非感受性であり、自分の成長には影響しない。一方、後から発芽し、造卵器形成前の前葉体はアンセリディオオーゲン感受性であり、前葉体のほとんどの細胞が造精器へと分化する。つまり、初期に発芽し成長した前葉体は雌、遅れて育った前葉体は雄と分化し自配受精が避けられる。

[長谷部光泰]

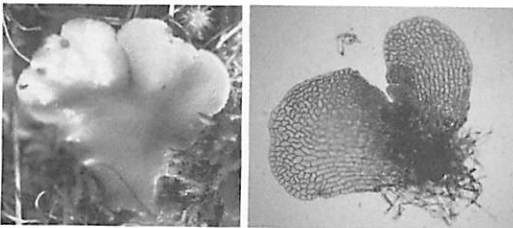


図3.23 ゼニゴケ(コケ植物タイ類)の仲間(左)の葉状体とリチャードミズワラビ(シダ植物薄葉シダ類)の前葉体(右)

c. 花粉管

花粉が発芽してつくる管状の構造であり、種子植物の雄の配偶体に相当する。1824年に天文学者・顕微鏡制作者アミシ (G. B. Amici) によって発見された。ついで花粉管の機能について、アミシと細胞説の提唱者シュライデン (M. J. Schleiden) の間で長い論争があった。19世紀後半にはAmiciの提唱通り、精細胞の運搬という有性生殖の根幹の機能をもつことが認められた。

被子植物の花粉管は、雌ずい頂端(柱頭)から遠く離れた雌性配偶体にまで、複雑な経路を経て到達する。花粉管ガイダンスとよばれるこの過程のメカニズムについて、20世紀半ばから研究と論争が続いてきた。一説には、花粉管が接着できる経路が雌ずい組織にあるというもので、いわば道に沿って進むという仮説である。一方では、拡散性の誘引物質の濃度勾配を手がかりに花粉管が伸長するという説が提唱されていた。近年になり、シロイヌナズナやトウモロコシをモデルとした遺伝学的な研究や、とくにトレニアを用いた *in vitro* 花粉管ガイダンス実験系の確立により、雌性配偶体のうち助細胞から拡散性誘引物質が分泌されること、および多段階のシグナルがあることが強く示唆されている。

花粉管ガイダンスの経路は、植物種によりさま

ざまである。ソテツ植物とイチヨウ植物の花粉管は、雌性配偶体までは到達せず、途中から精子が放出されて泳ぎ着く。この点で原始的な配偶体の性質を残していると考えられる。ここでは、被子植物シロイヌナズナを例とする(図3.22)。

まず、花粉が柱頭乳頭細胞に接着して吸水し、花粉管が発芽する。花粉管は、花柱と子房の内側にある伝達組織の細胞間げきを伸長したのち、子房内の空洞表面に現れ、胚珠へ向かう。そして、珠柄表面から珠孔に入って雌性配偶体の助細胞に到達する。そのうえ、花粉管内部にある二つの精細胞の精核が放出され、重複受精に至る。花粉管の誘引シグナルだけでなく、2本目以降の花粉管を拒絶する「多精拒否」のメカニズムも存在すると考えられている。

このような多段階の雌雄細胞間の認識は、異種花粉や自家花粉などを排除する場ともなっている。前者は、種間交配で見られる生殖隔離である。たとえば、シロイヌナズナの雌ずいにアブラナの花粉を交配すると、花粉管は発芽するが、花粉管が正常にガイダンスされず迷走して受精に至らない。後者は自家不和合性の機構であり、アブラナ科では柱頭で、ナス科・バラ科などでは花柱で同じ個体由来の花粉管の発芽・伸長が阻害される。

花粉管は植物でまれな「動く細胞」であり、毎時mm単位で伸長しうる。花粉管の先端へは小胞が活発に輸送されて細胞が伸長し、また後方はカロースプラグとよばれる隔壁によって切り離される。花粉管の伸長が異常になる突然変異体には、根毛伸長にも異常を示すものがあり、両者のメカニズムの類似性を示している。このように、細胞の1カ所が突出する成長様式を先端成長という。先端成長をつかさどるシグナル伝達系として、低分子Gタンパク質、 Ca^{2+} 濃度振動など、動物の細胞移動と類似したメカニズムが示唆されている。

[清水健太郎]

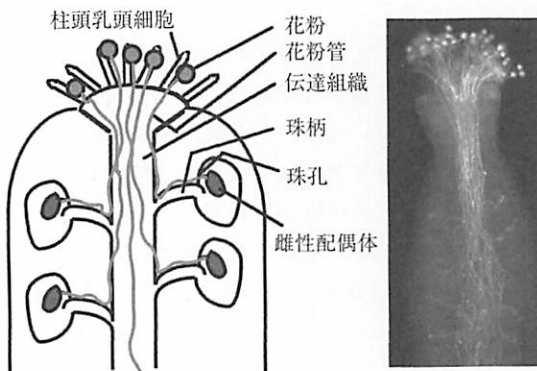


図3.22 シロイヌナズナの花粉管ガイダンスの経路
左: 模式図。右: アニリンブルーを用いて花粉管細胞壁の内層のカロースを染色し、蛍光観察した写真 (Science, 2004) (口絵20)。

h. 精子・精細胞

配偶子は減数分裂によってできるが、形や機能が異なる2型をつくり、一方が他方よりも小型で運動性をもつとき、精子とよぶ。有胚植物（陸上植物）のうち、コケ植物、シダ植物、裸子植物のイチョウとソテツ類が精子を形成する。精子はほとんどが核であり、少量の細胞質が伴う。精子の運動性は鞭毛によって引き起こされる。ほとんどの有胚植物は2本の鞭毛をもつ精子（二鞭毛性精子）を形成するが、ミズニラ属、トクサ属、イチョウとソテツ類では、多鞭毛精子を形成する。これらの系統ではそれぞれ独立に二鞭毛性から多鞭毛性の進化が起こったと考えられている。精子産生数は種類によって大きく異なり、ミズニラ属は数個だが、シダ類の中には数千個の精子をつくるものもある。

被子植物や裸子植物の針葉樹類、グネツム類では運動性精子は形成されず花粉管の中を移動する精細胞が形成される。減数分裂によってできた小胞子内で液胞が発達し、核は細胞の周縁部へ押しやられ、細胞分裂によって栄養細胞と雄原細胞とに分裂する。これは一つの細胞が二つの異なる性質の細胞へと分裂する不等分裂である。細胞分裂時の物質の不均等分配によって異なる2種類の細胞ができると考えられているが、実際にどのような因子がかかわっているのかはわかっていない。さらに、この後の細胞動態が変わっている。

雄原細胞は栄養細胞の中に取り込まれてしまう。したがって、雄原細胞の細胞膜の外側に栄養細胞の細胞膜がある状態で栄養細胞内に位置するようになる。このプロセスは、葉緑体やミトコンドリアの細胞内共生に似ている。この後、取り込まれた雄原細胞は細胞分裂して、二つの精細胞を形成する。この精細胞が花粉管内を輸送され、卵、中央細胞と受精することになる。もともと精子をつくっていた種子植物の祖先がどのように精細胞を進化させたのかはまったくわかっていない。精細胞は花粉管内の細胞骨格系によって輸送されるが、どのような分子機構の進化によって細胞移動が可能となったのかはよくわかっていない。さらに、卵細胞と精細胞が受精するために両者の間での細胞間認識が必要である。実際、受精に必須な精細胞特異的膜タンパク質が単離され、このタンパク質が正常に機能しないと受精が妨げられることがわかってきた。

鞭毛は後生動物、原生動物、藻類にも広く見られる。鞭毛形成にかかわる遺伝子は広く保存されている。これまでゲノム解析が進んだ被子植物シロイヌナズナは鞭毛をもたないが、緑藻類のクラミドモナスは鞭毛をもっている。精子に鞭毛をもつヒトのゲノム配列も明らかになった。そこで、ヒトとクラミドモナスにあつて、シロイヌナズナにないような遺伝子を選びだすことによって、これまで知られていなかった鞭毛形成関連遺伝子が多数同定された。

〔長谷部光泰〕

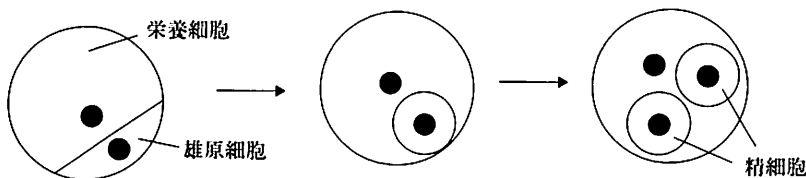


図 3.28 花粉における栄養細胞と精細胞の形成過程

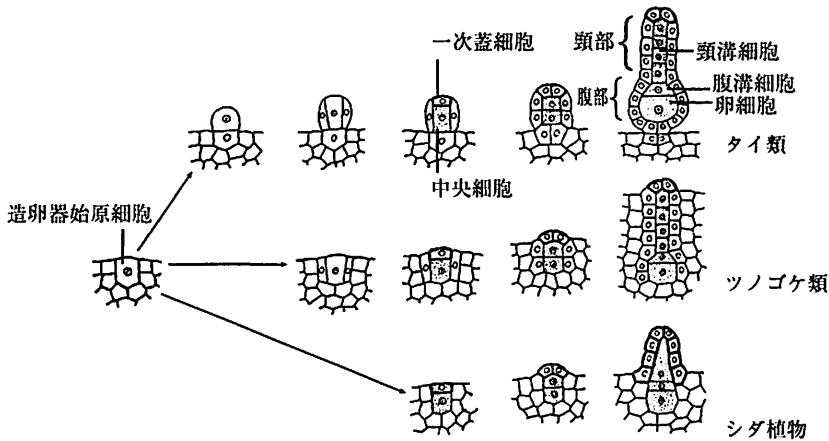


図 3.26 タイ類、ツノゴケ類とシダ植物の造卵器の発達過程 (Smith, 1955; 一部改変)
 図中の太線部分は一次蓋細胞とそれに由来する細胞を示す。

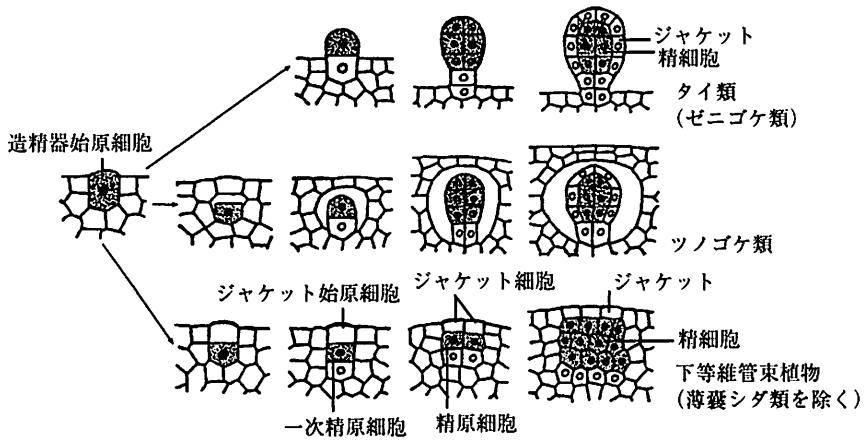


図 3.27 タイ類、ツノゴケ類とシダ植物 (真囊シダ類) の造精器の発達過程 (Smith, 1955; 一部改変)

を完成させる (図 3.27)。薄囊シダ類では、造精器 (antheridium) は突出する。1 細胞層。藻類や菌類 (ツボカビ門) の造精器は単細胞で、内部に多数の雌性配偶子を形成し、コケやシダの造精器とはまったく異質のもの。 [出口博則]

参考文献

Gifford, E. M. and Foster, A. S. (1989) *Morphology and Evolution of Vascular Plants*. 3rd ed. W. H. Freeman and Company, New York. (長谷部光泰, 鈴木 武, 植田邦彦監訳 (2002): 維管束植物の形態と進化, 文一総合出版)
 Smith, G. M. (1955) *Cryptogamic Botany*. Vol. II. Bryophytes and Pteridophytes. McGraw-Hill, New York.

b. 胚

多細胞生物において、外見上、成体に見られる器官が形成されていない発生段階に対する呼称である。単細胞である受精卵から多細胞個体への発生過程において、通過しなければならない段階である。単細胞生物から多細胞生物が進化する過程で、胚発生過程は徐々に進化してきたはずであり、祖先の胚発生に新しい発生段階を加える、あるいは祖先の胚発生を改変することによって、発生過程の進化が起こったと考えることができる。そして、脊椎動物の尾芽胚が魚類から哺乳類まで類似していることから、個体発生過程は系統発生を繰り返している」と提唱されたこともあった。

しかし、詳細な研究から個体発生は決して系統発生を繰り返していないことがわかってきた。ワルドゥロウ (Wardlaw) は 1955 年に、陸上植物の胚発生過程を詳細に比較研究し『植物の胚発生』という大著を出版した。しかし、陸上植物の中でもっとも後に進化した被子植物の胚発生を見

ても、より以前に分岐したシダ植物、コケ植物の胚発生様式に対応する部分は見つからなかった。当時、ワルドゥロウは、陸上植物の代表的な分類群の系統関係がわかっていないこと、これらの分類群の間にある中間的な分類群が絶滅してしまったことなどによって、分類群間の胚発生を対応づけることができないのではないかと考えた。しかし、陸上植物の系統関係がほぼ明らかになり、化石記録もたくさん蓄積してきた今日でも、ワルドゥロウの悩みは解決していない。生物は徐々に複雑化したのに、その痕跡を発生過程にたどることができないというのは生物の進化を理解するうえで大きなジレンマである。

「個体発生がどうして系統発生を繰り返さないのか」という問題を解くには、胚発生過程をより質的に詳細に、すなわち、外観ではなく遺伝子の時間的空間的相互作用の観点から研究を進めていく手法が有効だと考えられている。〔長谷部光泰〕

参考文献

Wardlaw C.W. (1995) *Embryogenesis in plants*, Methuen, Wiley.

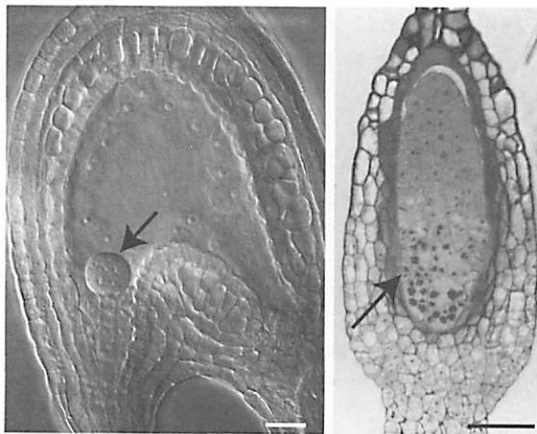


図 3.31 シロイヌナズナ (左) とヒメツリガネゴケ (右) の胚 (矢印)

スケールは 20 μm (左) と 50 μm (右)、シロイヌナズナ胚は日渡祐二氏 (基礎生物学研究所)、ヒメツリガネゴケ胚は榊原恵子氏 (モナシュ大学) 提供。

っきりと異なるからである。前者では、根は根端分裂組織が二分する結果、二又分枝するのに対して、後者では根端分裂組織の後方にある内鞘あるいは内皮から側根が生じるので見かけ上単軸分枝である。このように、茎、根、葉は形態・機能が似通っていても祖先器官からの由来や系統的な起源が同一とは限らない。これらは、植物が陸圏で生活するうえで重要で適応的な栄養器官であり、その進化はひいては適応度（繁殖力のある子孫の産生性）を高めることにつながったのであろう。

陸上で生活するということは、乾燥しやすい環境で生活するだけでなく、よりよい光条件を得るために重力に耐えながら上下方向に成長するということでもある。鉛直成長は茎、根あるいはそれらの祖先器官に支持および通道組織としての維管束（中心柱）が発達することによって可能になった。初期の維管束植物の胞子体は高さがせいぜい30 cm程度で、その維管束は頂端分裂組織から形成された一次組織であったらう。デボン紀後期になると、背丈が高くなる木本が複数の系統群で現れた。木本という形状は二次木部（材とよばれる）を含む二次維管束によって特徴づけられるので、それを分化させる二次分裂組織の形成層が起源して肥大成長し、支持・通道のはたらきが増大してきた樹木の出現をもたらしたのである。その結果、地表から数十 m、樹種によっては100 m前後の高さも植物の生活圏として利用するようになった。 [加藤雅啓]

参考文献

- Beerling, D. J., Osborne, C. P. and Chaloner, W. G. (2001) Evolution of leaf-form in land plants linked to atmospheric CO₂ decline in the Late Palaeozoic era. *Nature* **410** : 352-354.
- Graham, L. E. (1993) *Origin of Land Plants*. John Wiley & Sons, New York.
- Kato, M. and Akiyama, H. (2005) Interpolation hypothesis for origin of the vegetative sporophyte of land plants. *Taxon* **54** : 443-450.
- Kenrick, P. S. and Crane, P. R. (1997) *The Origin and Early Diversification of Land Plants : a Cladistic Study*. Smithsonian Institution Press, Washington.

a. 胚乳

被子植物の種子内につくられた内乳と周乳を合わせたものを胚乳とよぶ。内乳のできかたを見ると、普通胚嚢内にできた2個の極核と花粉管で運ばれてきた1個の精細胞の核と、合わせて3核が授精してできた大きな内乳核がつくられる。しかし、種によっては極核が1個、あるいは4核あるいはそれ以上あることもあるため、最初の内乳核をつくる核数は定まっているわけではない。最初の内乳核は、その後核分裂を繰り返してから細胞に変わるか、あるいは最初から1個の大きな細胞（中心細胞ともよぶ）として細胞分裂を繰り返して、内乳を形成する。ココヤシなどでは、内乳の大部分は液状で、果実の先端に孔を開けて飲用する。

一方、周乳は、胚嚢のまわりの珠心の細胞がそのまま発達したものである。周乳は、スイレン科やコショウ科などに見られ、これらの植物では、内乳がほとんど発達しない。

成熟した種子では、内乳も周乳もともにデンプンや脂質に富んでいる。種子が成熟するまでの間に、胚乳に含まれる養分が胚の成長に消費され尽くしてしまうことがある。胚乳を消失してしまった種子を無胚乳種子とよぶ。 [戸部 博]

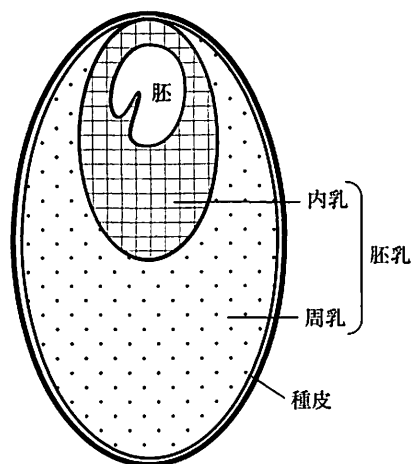


図 3.30 被子植物の種子の構造と胚乳

c. 茎頂分裂組織

茎頂分裂組織はシュートの先端にある細胞群で、植物体地上部すべての源である。胚発生初期に形成され、通常、生殖細胞ができるまで維持される。受精卵の最初の分裂で頂端細胞と基部細胞ができ、茎頂分裂組織は頂端細胞の細胞系譜にある。無種子植物（コケ植物、シダ植物）では単一の頂端細胞が終生維持されるように見える。しかし、受精卵の第一分裂でできた頂端細胞と茎頂分裂組織にある頂端細胞が同じ分子機構で維持されているのかはわかっていない。一方、種子植物では胚発生初期に頂端細胞が複数になり、以後、単一の頂端細胞は認められない。種子植物の茎頂分裂組織は少なくとも幹細胞、幹細胞を維持する細胞（ニッチ細胞）、分裂活性の高い細胞の3種類の機能の異なる細胞を含んでいると考えられている。これは、動物細胞の各種幹細胞の維持機構と類似している。しかし、後生動物と陸上植物は単細胞の共通祖先から独立に多細胞化したものであり、多細胞体内における幹細胞維持機構も独立に進化したはずであるから、両者の類似は相似である。生物が進化の過程で複数回似たようなシステムを進化させたことは生物の進化能を考えるうえで重要であり、動植物双方の幹細胞システムの包括的研究が必要である。

幹細胞とは、自分と同じ細胞をつくりだす能力（自己複製能）と別な性質をもった細胞（分化細胞）をつくりだせる能力（分化能）を併せもった細胞である。幹細胞の細胞分裂によって、二つの幹細胞ができる場合、幹細胞と分化細胞ができる場合、二つの分化細胞ができる場合、そして、幹細胞が細胞分裂を経ずに分化細胞へと変化する場合がある。茎頂分裂組織には、これら3種類の幹細胞が存在しているのか、あるいはどれかかなのかはわかっていない。被子植物の場合、幹細胞の基部側にニッチ細胞がある。真正双子葉類のいくつかの種では、ニッチ細胞で発現する転写因子 WUSCHEL (WUS) が幹細胞でペプチド性シグナル因子 CLAVATA3 (CLV3) の発現を誘導し、幹

細胞の CLAVATA1 と CLAVATA2 複合受容体を介して幹細胞維持のシグナルが形成されていることがわかってきた。そして、ニッチ細胞の WUS がどうやって幹細胞で CLV3 の発現を誘導できるのか、他の制御系はないのかなど分子機構解明に向けた研究が盛んに行われている。幹細胞の側方の細胞は分裂活性が高く、そこで細胞数が増え、増えた細胞の一部が葉へと分化する。一方、幹細胞から下側へ切り出された細胞はニッチ細胞を経て分裂活性の高い細胞になり、さらに茎へと分化していくことになる。このような細胞状態の大きな変化は植物特有のものであり興味深いが、その分子機構はまったく不明である。無種子植物では、頂端細胞から切り出された細胞が順次分裂をする。種子植物のように分裂活性の低い、ニッチ細胞的な細胞は観察できない。このことから、無種子植物の頂端細胞は幹細胞とニッチ細胞の両方の役割を担っている、あるいは、ニッチ細胞を必要としない幹細胞系であるといった可能性が考えられるが実態は不明である。 [長谷部光泰]

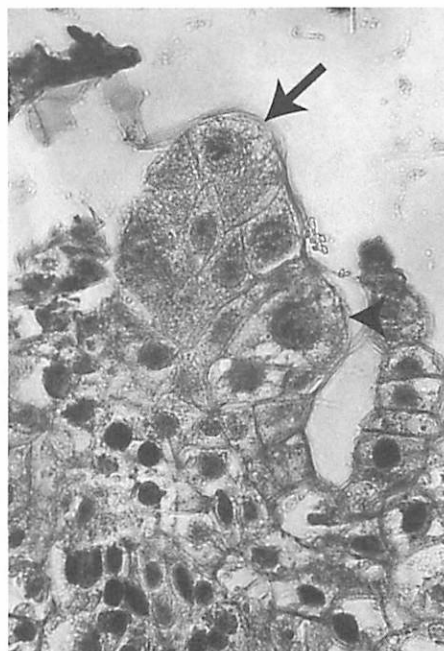


図 3.32 リチャードミズワラビ（シダ植物）の茎頂縦断面
頂端細胞（←の先）と葉始源細胞（◄の先）

d. 子葉

子葉の定義は簡単そうで、意外にやっかいである。事典類でしばしば書かれているのが、「種子植物の個体発生において、最初に形成（展開）する葉」という定義である。

ただし「最初に展開する」という定義は誤りであろう。エンドウやシイカシ類などで見られるような地下性の子葉の場合は、子葉は貯蔵器官として特化しており、展開をしないからである。一方、「最初に形成する葉」という定義も難しい。胚発生の過程においては、球状胚に軸性が顕在化するとともに、幼根の原基とともに茎頂分裂組織の予定領域が決定され、それら以外の部分が、胚軸および子葉の原基となる。このとき、多くのいわゆる双子葉植物の場合は、茎頂分裂組織の予定領域をはさむ形で1対の葉的な器官が形成される。これが子葉である。このように、形成された器官が背腹性を示すならば、明らかに子葉と認めることができるが、そうではない場合も多い。たとえば、イネの胚の胚盤は、胚発生の過程でシュート側に最初に形成されること、またその形成と同時に茎頂分裂組織の位置が決まることから、子葉にあたる器官と考えられるが、変形の度合いが著しく、葉の構造をなさない。したがって、定義としては、「種子植物の胚発生の過程において、茎頂分裂組織の予定領域が決定されることに伴い、それに隣接して生じる器官」とするのが妥当であろう。

これに関連して、子葉と普通葉との間の関係も議論の余地が多い。普通葉を、茎頂分裂組織から由来する側生器官と定義すると、上述のように、子葉とは異なる器官ということになる。しかし、モデル植物として研究に使われているシロイヌナズナの場合は、*leafy cotyledon1* (*lec1*) 変異体などの解析から、子葉と普通葉とはホメオティックに変換されうることがわかっており(図 3.33)、相同器官とみなしても矛盾しない。その点、興味深い例として、イワタバコ科のモノフィレア属の種では、子葉の基部にある分裂組織が発芽後に活性化されることで、子葉が永続的な発生を続ける。

この場合、胚発生中にできていた子葉の部分と、発芽後に形成される葉身の部分とは、構造的に明らかに異なる（すなわち、後者は普通葉とみなせる）が、表面上は切れ目なく連続した器官となる。

なお、以前はこの数によって「単子葉」と「双子葉」に分類する試みがなされたこともあったが、上記のように、子葉の定義がそもそもあいまいであったうえ、形態学的にも、本来2枚形成されるはずの子葉が、癒合して1枚となっている例も少なくない。そのため、子葉の数だけを見て議論することの意味は希薄である。また現在では、分子系統学的解析の結果、被子植物を大きく「単子葉」と「双子葉」の2綱に分ける扱いは誤りであったと判明している。 [塚谷 裕一]

参考文献

Tsukaya *et al.*, (2000) *Planta* 210 : 536-542.

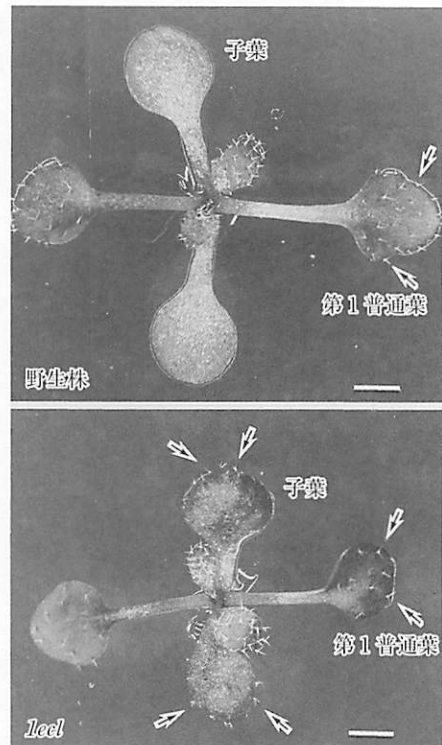


図 3.33 シロイヌナズナ *lec1* 変異体の子葉(下)は、野生種(上)の子葉と異なり、普通葉と同様に、表皮に毛(矢印)を有するほか、種子貯蔵タンパク質の蓄積を欠き、休眠性や乾燥耐性も有しない、いずれも普通葉の性差に相当する (Tsukaya *et al.*, 2000; 一部改変)。

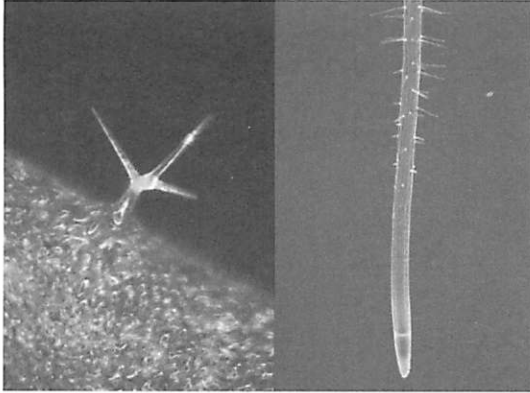


図 3.38 シロイヌナズナの葉のトライコーム (左) と根毛 (右) (写真提供: 植田美那子)

でも研究室での生存への影響が小さいために、突然変異体の単離など遺伝学的実験が容易なためである。葉では、表皮細胞のうちの一部がトライコーム細胞に分化するが、トライコーム細胞どしは表皮細胞群の中でおたがい離れている。ここには、ある細胞がトライコームに分化すると、隣の細胞がトライコームになることを抑制するメカニズム (側方抑制) がはたらいっていると考えられている。突然変異体を用いた分子遺伝学的研究から、根毛と葉の毛の細胞分化をつかどる遺伝子は多くが共通しており、myb, myc, ホメオボックス型などの転写因子ファミリーが関与していることが知られる。

[清水健太郎]

j. 葉序

植物の葉は茎に規則的な周期で形成され、この配列様式を葉序とよぶ。成長段階によって葉序が変化する植物も知られている。葉序は頂端分裂組織から葉原基ができるときのパターンを反映したものである。

葉序形成の経験則として、交互の法則が知られている。この法則は、新しい葉原基ができるときは、かならずその直前にできた葉原基からもっとも遠い部分に葉原基ができるというものである。最近、葉序形成の分子機構がシロイヌナズナのオーキシン輸送タンパク質の解析から明らかになり、どうして交互の法則が成り立っているのかがわかってきた。茎頂にある植物ホルモンオーキシンはオーキシン輸送タンパク質のはたらきで組織内から、最外細胞層へと輸送される。オーキシン濃度がある程度以上高くなるとオーキシン排出タンパク質である PINFORMED (PIN) の発現が誘導される。PIN は細胞膜上に位置し、隣の細胞へオーキシンを輸送することに必要である。PIN はオーキシン濃度の高いほうへオーキシンを運ぶように局在する。最外細胞層では、オーキシン濃度にばらつきがある。最初に PIN を誘導できるくらいオーキシン濃度が高くなった場所があると、その場所で PIN が誘導される。すると、誘導された PIN はその場所のもっとも濃度の高い領域へオーキシンを運ぶように局在し、オーキシン濃度の勾配ができる。この、オーキシン濃度のもっとも高くなった場所が葉原基である。PIN は葉原基の中央に向かってオーキシンを運ぶように配置される。どのような仕組みで PIN の細胞内局在が決定されているかはまだわかっていない。PIN は葉原基に向かってまわりの組織からどんどんオーキシンを輸送する。葉原基はオーキシンの作用により成長し、オーキシンをどんどん消費していく。葉原基周辺の組織は、オーキシンを葉原基にどんどん輸送されてしまうので、オーキシン濃度が低くなる。一方、葉原基から遠い最外層細胞層は葉原基への輸送量が少ないので、茎頂内部からのオー

た。水没条件下での植物体内のエチレン濃度は陸生よりも高く、また、水没条件下でエチレンの受容阻害剤を処理すると、水中葉形成が阻害されたことから、エチレンは水中での水中葉形成に必須であるといえる。さらなる生理学的解析から、異形葉形成は ABA とエチレンという二つの植物ホルモンの相互作用によって制御されることが明らかになった。

水生異形葉植物は、葉形の制御メカニズムを考えるうえで、興味深い実験材料である。陸生条件下で新たに形成された葉は陸上型、水中で新たに形成された葉は水中型になるが、形成途中で環境変化を経験した葉は、成熟すると陸上型と水中型の間中間的な形態を示す(図 3.37)。 *L. arcuata* を用いて中間的な葉の形成プロセスを解析したところ、葉の基部側において、細胞の分裂パターンや伸長程度が環境変化に应答して大幅に変化し、最終的な葉形が変化していた。このことから、水生異形葉植物の葉形は葉の形態形成の開始時にすでに決まっているのではなく、葉の形成途中でも変更可能であり、可塑的な葉の形態形成が可能であるといえる。

なお、本項では異形葉 (heterophylly) について述べたが、heteroblasty という似た現象もあることを追記する。日本語ではどちらもイケイヨウ (異形葉) とよばれ、こちらの異形葉植物体の成長段階の進行に伴って、子葉、幼葉、成葉などの、形態の異なる葉が形成される現象を指す。本項でおもに述べた異形葉では、生活環の中で環境変化に従って、何度でも葉形変化できるが、heteroblasty では、生活環の中で一度過ぎた成長段階の葉は、二度と形成されないという点で異なる。

(桑原明日香・長田敏行)

i. 毛, 鱗片

毛とは、植物体の表皮組織の突起様構造のことである。トライコーム (トリコーム) も毛と同義だが、慣用的には、根毛を除いた地上部の毛を指すことが多い。とくに、シダ植物の葉柄などに生じる表皮性突起を鱗片とよぶ (鱗片という語は鱗片葉をも指すが、これは葉であってまったく異なる構造である)。

毛の機能・形態はきわめて多様であり、葉、莖、花器官、種子、根とあらゆる器官に見られる。機能に基づくと、根毛などの吸収毛、分泌をつかさどる腺毛、食虫植物の粘毛や感覚毛などに分けられる。また、形態、とくに分岐パターンによっても、鱗毛、星状毛、乳頭突起などに分類される。毛には、単細胞のものも多細胞のものもある。表皮以外の組織が含まれる場合は、毛ではなく毛状体とよぶが、区別は必ずしも明瞭ではない。

毛は分類学的形質として植物の同定に重要な役割を果たす一方、機能については、分泌性の腺毛などを除き、あまりわかっていない。ただし、シロイヌナズナなどを用いた研究で、毛をつくるコストにより種子数 (適応度) が減少することが示されている。それでも毛をつくっているということは、なんらかの適応的な機能があることを示唆している。たとえば、植物によっては、毛が太陽光線、とくに紫外線による葉肉の損傷を防ぐことが示されている。また、葉の下面にある毛は、気孔からの過剰な蒸散を防ぐ。アブラナ科などを用いた実験では、毛は昆虫、とくにチョウ目幼虫による食害を防ぐことが示されており、食害によって植物体の毛が増加することも知られている。高山植物では、綿のような毛が植物体をおおうことによって耐寒性を高める「セーター植物」も知られている。

モデル植物シロイヌナズナの葉の毛 (慣用的にトライコームとよぶ) と根毛 (図 3.38) は、細胞分化の発生物学的研究と、細胞生物学研究のモデル系として盛んに研究されている。これは、表面にあって観察が容易であることと、異常があっ

キシンの輸送によりオーキシン濃度がどんどん上昇する。もっともオーキシン濃度が高くなるのは、葉原基からもっとも遠い位置である。ここに同じ分子機構でつぎの葉原基が形成される。これが、交互の法則が起こる理由である。

しかし、どうやってPINがオーキシン濃度によって局在変化するのか、オーキシンによってどのような遺伝子が機能して葉をつくるのか、対生や輪生葉序はどのようにできるのかなどまだまだ未解明な点が多い。さらに、頂端細胞をもつシダ植物でも葉序が見られるが、同じような機構がはたしているのだろうか。そして、葉序決定の分子機構はどのように進化してきたのだろうか。オーキシンの濃度勾配を用いた周期的器官原基形成の仕組みは花器官にもあてはまることがわかってきた。葉と花器官では葉序が異なる場合が多く、転換機構の解明が期待される。また、被子植物の花器官はモクレンのようにらせん配列するものと、シロイヌナズナのように輪状配列(図3.39)するものがあるが、その進化機構はよくわかっていない。この進化の分子機構もオーキシンの分布という観点から説き明かせるかもしれない。

[長谷部光泰]

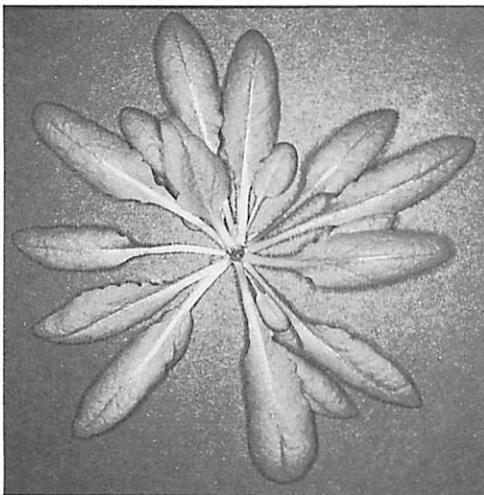


図3.39 シロイヌナズナのシュートを上から見た写真。葉序を示す。

k. 茎, 中心柱

茎は維管束植物の三つの基本器官、根、茎、葉の一つ。最初期の維管束植物の体は軸のみで構成されていたが、その後根と葉が分化し、残った軸部分が茎となった。小葉類では茎は可視的だが、シダ類では多くの場合は地下茎である。裸子植物と被子植物の双子葉植物では一般に茎は目立ち、木本の場合には幹や枝という呼称を用いる。一方、単子葉植物では目視困難な場合が多い。なお、セントアイ類や藻類では外形上似たものがあっても、定義上、葉や根がないと同様、茎も存在しない。

茎は組織学的には表皮、基本組織、維管束から構成される。種子植物では胚軸が茎に発達し、さらにその後、多寡は別として二次成長が見られる。なお、いかに太い幹であろうと木部はすべて死んだ細胞であり、樹皮直下にある形成層とその外側の二次篩部などのごくわずかな部分のみが「生きている」ところである。巻枯らしが可能なのはこのためである。

中心柱はファン・ティエグハム (van Tieghem) によって19世紀末に確立された概念で、茎において内皮内側の維管束と基本組織とを併せたものを指し、進化上の概念である。とくに、その後ジェフリー (Jeffrey) が提唱した中心柱の進化系列が系統進化そのものを表すものとして理解され、広まった。しかし、1960年以降はベック (Beck) らによる維管束系の進化過程の解析が定説となり、ジェフリーの解釈は全面的に否定された。

中心柱の分類はつぎの通りである。ライニア植物群では、原生中心柱が見られる。これは中原型で、軸中央に木部がありその周囲を篩部が取り囲む。分枝が盛んになるとこれでは対応できなくなり、放射中心柱となる。これは外原型で星形の木部と、その凹部を埋める篩部によって構成され、星形の先端は分枝に対応している。現生では小葉類に見られる。一方、この時点で確立し、環境も役目もその後変化のなかった根は、維管束植物一般で放射中心柱である。その後、さらに複雑な分

枝に対応するため突端部が独立して完結し、中央部分が消滅したのが真正中心柱である。裸子植物と被子植物の双子葉植物に見られる。内原型で外側に篩部、内側に木部があり、全体として横断面で水滴形をした維管束である。同心円上に並んでおり、木部と篩部の間を通る形成層が円を成している。前形成層由来の一次組織の形成後も、この形成層が内部に向かって二次木部、外部に向かっては二次篩部をつくり続ける。二次木部の発達が悪いと草本となり、発達すると材とよばれる。不整中心柱は単子葉植物に見られる。真正中心柱では茎の維管束走向に加え、葉跡も最初は同一円上に存在し、随時皮層を通して葉柄に入る。これがモクレン科の花のように花軸にきわめて密に花葉が着くと、葉跡すべてが同一円上に並ぶことは物理的に不可能となり、皮層走条環が1~2個形成される。さらに、茎が短く葉が密生する単子葉植物では、皮層走条ですら存在できなくなり、茎の維管束から葉跡が円上に並ばず、いったん髓に入り、それが徐々に外部方向に向かうようになる。したがって、茎の断面に水滴形の維管束が密に散在しているように見える。したがって、中心柱の定義から前者と大きく異なり、独立した名が与えられた。例外的なりゅうけつじゅなどをのぞき、円をなす形成層が存在できないので、木本は存在しない。真正・不整中心柱では茎「専属」の3、5もしくは8本の維管束がある。この茎管束と葉跡は走向全体を追わねば区別ができないため、近年まで維管束系の理解が著しく遅れ、中心柱概念にとどまっていたといえる。

一方、シダ類では管状中心柱が見られる。中原型で、木部の外を篩部がおおう形となり、葉跡は管の一部がはがれるようにして出ていくため、管には葉隙が生ずる。ジェフリーはこの管状中心柱の分枝が著しくなった網状中心柱から真正中心柱が進化したとしたが、上記の通り否定されている。系統としてもトリメロフィトン類から種子植物とシダ類は直接に独立して生じており、関連性はない。

〔植田邦彦〕

1. 形成層、前形成層

1) 概要

維管束系は木部と篩部を構成する多様な細胞群によって成り立つが、それらの細胞群はすべて前形成層 (procambium)、あるいは形成層 (cambium) とよばれる分裂組織から生じる。前形成層は、茎頂分裂組織や根端分裂組織といった頂端分裂組織から直接的に派生する。前形成層からは一次木部、一次篩部、形成層が形成される。形成層は、おもに被子植物の双子葉類や裸子植物でつくりだされ、二次木部や二次篩部を産み出し、樹木の幹や根の肥大成長に寄与する。

2) 形態

前形成層は、周囲の細胞より細長く、細胞質に富んだ、連続した細胞群として視覚的にとらえることができる (Esau, 1976)。茎や根において、前形成層の連なる方向は、多くの場合器官の成長する方向と一致する。周囲の他の多くの細胞はその伸長の向きと垂直に分裂する一方で、前形成層細胞およびその前駆細胞は、その細胞の伸長の向きと平行に分裂するという特徴がある。そこで、形態的には周囲の細胞と区別することができない前形成層細胞の前駆細胞を、分裂面から認識することが可能となる場合もある。

肥大成長する茎や根においては、前形成層から一次木部および一次篩部が分化したあと、その間

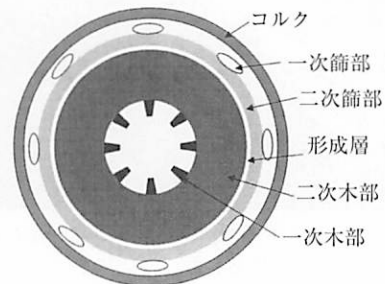


図 3.40 形成層のはたらきを示す模式図

リング状の形成層は内側に二次木部、外側に二次篩部をつくりだす。

b. 孢子嚢

孢子嚢は孢子を内包する器官である。コケ植物のすべて、シダ植物の多くは同形孢子性で、性分化していない1種類の孢子を含む1種類の孢子嚢を形成する。一方、シダ植物の一部、種子植物(裸子植物と被子植物)は異形孢子性で、孢子嚢に雌雄があり、雌性孢子嚢(大孢子嚢)と雄性孢子嚢(小孢子嚢)を形成する。種子植物の雌ずい内にある胚珠の珠心は大孢子嚢、雄ずいの一部である葯は小孢子嚢に相同である。

被子植物の葯はほとんどの裸子植物、シダ植物、コケ植物の孢子嚢に比べて大型である。このように巨大な孢子嚢は一つの孢子嚢が巨大化したのか、あるいは、シダ植物のリュウビンタイ類に見られるように、複数の孢子嚢が融合することによって大きくなったのかは不明である。相同な器

官の大きさが進化過程で大きく変化した例の一つである。器官の大きさが進化するためには細胞分裂・伸長を、従来の空間的パターンを維持しつつ増加させる必要があるが、その分子機構はまだわかっていない。

孢子嚢の付く位置は、陸上植物の進化過程で変化している。コケ植物は孢子体の頂端付近、小葉類、トクサ類は葉の向軸側、シダ類は葉の背軸側、裸子植物は背軸側、側方、軸端などいろいろ、被子植物は基本的に向軸側である。維管束植物の共通祖先に近い形態をもっていると推定されているリニア類は葉をもたず、二分岐する軸端に孢子嚢を付けていた。維管束植物の進化過程で、リニア類のような形態から茎葉が何回も独立に進化した可能性が高く、これが陸上植物における孢子嚢の付く位置の多様性の一つの理由だと考えられている。

[長谷部光泰]

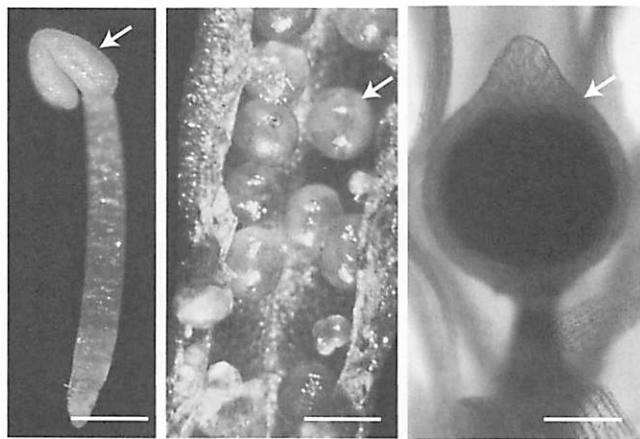


図 3.51 シロイヌナズナの雄ずい(左)、リチャードミズワラビ(シダ類)の孢子葉背軸側(中)、ヒメツリガネゴケの孢子嚢(右)

スケールは300 μ m。ヒメツリガネゴケ孢子嚢の写真は榊原恵子氏(モナシユ大学)提供。

ほとんど影響されない中性植物も知られている。多くの植物は、この三つの光周性反応タイプのいずれかに分類される。

光周期とならぶもう一つの重要な外的環境要因は温度である。秋播き性品種の穀類やアブラナのような、秋に発芽して幼植物で越冬した後、翌春～初夏の次第に長くなっていく日長に反応して花成する植物では、幼植物が冬の低温を経験することが光周期条件による花成促進に必須である。この低温被曝に対する要求性を春化 (vernalization) 要求性という。春化要求性の植物では、春化处理 (吸水種子・幼植物を数℃の低温に数週間さらすこと) により、それに続く長日条件下で花成が促進されるが、春化处理をしない場合には好適な光周期条件に置かれても花成は著しく遅延する。春化の作用は、花成に対する抑制を緩和・解除することで、光周期による速やかな花成誘導を可能にするものと考えられる。

植物が受ける光には、光周期のほかにも、光質 (波長分布) のような、花成の時期の調節において重要な要因が含まれる。ほかの植物の陰になっている場合に、植物は葉を通過してきた光を受けることになる。葉を通過した光は、葉緑素によって光合成に有効な赤色領域の波長の光が吸収されている。一方、遠赤色領域の波長の光はほとんど吸収されない。このため、植物は赤色領域の成分と遠赤色領域の成分の比によって、自分がほかの植物の陰になっているかどうかを判断する。遠赤色領域の成分に対して赤色領域の成分の比が小さい (ほかの植物の陰になっている) 場合に、植物は避陰反応とよばれるさまざまな成長反応 (たとえば、茎や葉の伸長促進) を示すが、花成の促進と速やかな結実もその一つである。

温度に関しても、春化にかかわる長期間の低温のほかに、冬が去ったあとの生育期間の温度も花成の時期の調節には重要である。温度や日長の季節変化がはっきりしている温帯の場合のほかに、東南アジアの熱帯多雨林では温度の変化 (一定期間の温度の低下) が刺激となって、さまざまな樹種の一斉開花が起こると考えられている (最近の研究では、一定期間の乾燥のほうが重要であると

いう)。これは、温度刺激による花成の誘導と推察される。しかし、冬の低温がどのように作用しているかが解明されはじめているのと対照的に、花成の時期の調節における生育期間の温度の作用機構はほとんど理解されていない。

光や温度といった要因のほかにも、土壤栄養 (窒素/炭素比) や水分の得やすさ、といった外的環境要因も花成の時期の調節にかかわっていると考えられているが、作用機構はほとんどわかっていない。

シロイヌナズナ (長日植物) を用いた研究によって、さまざまな外的環境要因は、部分的に機能の重複する4つの主要な制御経路をとって花成を促進していることが明らかになっている (図3.50)。それらのうち、光周期経路と春化経路が、それぞれ、日長と長期間の低温による調節に関わる。光周期経路と春化経路の鍵となる遺伝子は、それぞれ、*CONSTANS (CO)* 遺伝子と *FLOWERING LOCUS C (FLC)* 遺伝子で、ともに転写調節にかかわるタンパク質をコードしている。4つの制御経路の情報は、花成経路統合遺伝子という少数の遺伝子の転写レベルの調節段階で統合される。花成経路統合遺伝子のうち、*FLOWERING LOCUS T (FT)* 遺伝子がコードする FT タンパク質は、葉でつくられて茎頂分裂組織まで輸送されて作用する長距離花成シグナル (フロリゲン) の実体である。 [荒木 崇]

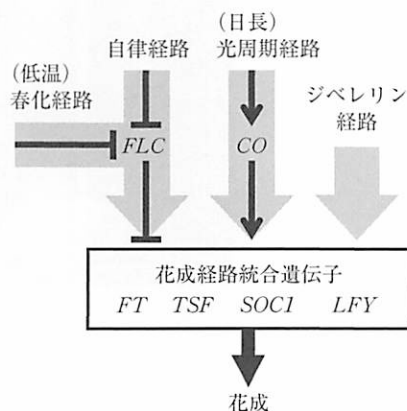


図3.50

編集者略歴

- 石井龍一 1967年 東京大学農学部農業生物学科卒業
現在 日本大学生物資源科学部教授、東京大学名誉教授・理学博士
- 岩槻邦男 1965年 京都大学大学院理学研究科博士課程修了
現在 兵庫県立人と自然の博物館館長、東京大学名誉教授・理学博士
- 竹中明夫 1986年 東京大学大学院理学系研究科博士課程修了
現在 (独) 国立環境研究所 (生物圏環境領域 領域長)・理学博士
- 土橋 豊 1981年 京都大学大学院農学研究科修士課程修了
現在 甲子園短期大学生活環境学科教授・京都大学博士 (農学)
- 長谷部光泰 1991年 東京大学大学院理学系研究科博士課程単位取得退学
現在 (独) 自然科学研究機構 基礎生物学研究所教授・博士 (理学)
- 矢原徹一 1982年 京都大学大学院理学研究科博士課程中退
現在 九州大学大学院理学研究院教授・理学博士
- 和田正三 1971年 東京大学大学院理学系研究科博士課程単位取得退学
現在 九州大学大学院理学研究院特任教授、東京都立大学名誉教授・理学博士

植物の百科事典

2009年4月25日 初版第1刷

編集者	石 井 龍 一
	岩 槻 邦 男
	竹 中 明 夫
	土 橋 豊
	長 谷 部 光 泰
	矢 原 徹 一
	和 田 正 三
発行者	朝 倉 邦 造
発行所	株式会社 朝 倉 書 店

東京都新宿区新小川町 6-29
郵便番号 162-8707
電話 03 (3260) 0141
F A X 03 (3260) 0180
<http://www.asakura.co.jp>

〈検印省略〉

© 2009 〈無断複写・転載を禁ず〉

教文堂・渡辺製本

ISBN 978-4-254-17137-2 C 3545

Printed in Japan