

情 報

作物形態学講座 2 細胞・ファイトマー

森田茂紀*
(東京大学)

4. 細胞の構造と機能

(1) 細胞の基本的構造

植物体を構成している器官が何種類かの組織からなり、それぞれの組織が様々な分化した細胞によって構成されていることは、前回の後半で整理したとおりである。このように、組織を構成している細胞は様々な特殊化しているが (Burgess 1985, Buvat 1989), ここでは、植物細胞の基本的構造だけを整理しておく。

細胞は生きている原形質と、それを取り囲む細胞壁 (cell wall) とからなる。原形質は核膜に囲まれた核質と、細胞膜に囲まれた細胞質とからなる。核質には遺伝物質が含まれている。細胞質の主要な構造は、膜系構造と細胞礎質である。膜系構造には様々なものがあるが、一重の膜に囲まれた単膜構造系と、二重の膜に囲まれた複膜構造系とに分けられる (佐藤 1986)。

単膜構造系は、小胞体、ゴルジ体、液泡、ペルオキシソームなどに分類されるが、核膜を含め相互移行が可能なダイナミックな存在であり、細胞間を連絡する原形質連絡 (plasmodesmata) の形成にも関係している (Kragler ら 1998)。複膜構造系はプラスチドとミトコンドリアの2つだけである (核膜も二重であるが構造が異なる)。複膜構造系には独自の遺伝物質があり、相対的ながら遺伝的な自律性を持つため (佐藤 1986), 細胞内共生が起源という考え方が有力であるが (マルギュリス 1985), 問題点もある (佐藤 1988)。いずれにしても、細胞の構造についても進化的な考察が必要である (黒岩 1999)。

細胞礎質としては、微小管 (microtubule) やアクチン繊維 (actin filament) などからなる細胞骨格 (cytoskeleton) が、細胞の分裂や伸長に関連して重要である。その他、デンプン粒・脂質・結晶・珪酸体・タンニン・色素などが含まれることがある (Mauseth 1988)。

細胞生物学の教科書・参考書には優れたものが少なくないので (例えば, アルバートら 1995), 細胞の構造や機能の詳細については、それを参照して頂きたい。以下では、植物における形態形成を考える場合のポイントとして細胞骨格に着目しながら、細胞の分裂と伸長に簡単にふれる。

(2) 細胞分裂と微小管

植物の形態形成を細胞レベルで考える場合、すべての現象は細胞の分裂・伸長 (あるいは拡大) に還元することが

できる。ただし、細胞分裂が起こらなくても器官形成が開始する事例が知られていることから、形態形成にとって細胞分裂が必ずしも必要でないとする研究者もいる (Smith and Hake 1992, Lyndon 1990)。しかし、細胞分裂が起こらないと、器官形成が開始しても完結しないことも事実である。そこで本連載では、器官形成・組織形成をできるだけ細胞の分裂と伸長に着目しながら考えていくことにする。

まず、細胞分裂についてみると、第1のポイントは頻度である。すなわち、細胞周期 (cell-division cycle) がどのように調節されるかという問題である。周知のように、細胞周期はM期と間期の繰り返しであり、間期はG₁期→S期→G₂期からなる。したがって、全体は、G₁期→S期→G₂期→M期→G₁期→…という繰り返しになる。その他、G₁期から外れて、G₀期という特別な休止状態に入る事例も知られている。

細胞周期の調節に関する研究は動物や酵母で進んでおり、いくつかのチェックポイントがあることが分かっている。とくにG₁期からS期に入るところ、G₂期からM期に入るところが重要である。このチェックポイントにおいて反応順序を決めているのが細胞周期調節系というタンパク質で、その中心はCDKタンパクとサイクリンからなるタンパク複合体である (アルバートら 1995)。植物細胞でもほぼ同じようなことが考えられているが、研究は相対的に遅れている (Segers ら 1998)。

細胞分裂の第2のポイントは、方向性である。細胞分裂がどの方向に起こるか (新しい細胞壁がどの方向に形成されるか) は、その後の形態形成に大きな影響を与える。細胞分裂の分類にはいくつかの基準があるが、植物体の表面に対する方向は重要な基準で、新しく形成される細胞壁が植物体、すなわち器官・組織の表面に対して平行なものを並層分裂 (periclinal division), また、垂直なものを垂層分裂 (anticlinal division) と呼んでいる。そのほか、新しい細胞系譜を形成する造形分裂 (formative division) と、細胞列内の細胞数を増やす増殖分裂 (proliferative division) という区別も、組織分化・組織形成という視点から有用なものである (Sussex 1989, Lyndon 1990)。

それでは、細胞分裂の方向はどのようにして決まるのだろうか。細胞分裂における分裂面は一般に生長軸に対して直交しており、細胞を2分する面積が最小となっていることが多い。この場合、分裂面の方向は細胞の極性によっ

て決まり、その反対ではない。また、細胞の分裂面は物理的力の作用方向に対して直交する方向に形成され、普通は生長軸に対して直交する。ただし、細胞分化に先行して、不等分裂が起こることが多い (Lyndon 1990)。

なお、細胞分裂の方向は、実際の分裂に先立って予測が可能である。細胞表層微小管は間期には伸長軸に対してほぼ直交して、相互に平行に配列しているが、 G_2 期になると、細胞を取り囲むように微小管の束が形成される (Burgess 1985, アルバートら 1995)。これは前期前微小管束 (preprophase band, PPB) という構造で、微小管やアクチン繊維から構成されている。M期になるとPPBは消失し、核分裂に係る紡錘体が現われるが、これも主要部分は微小管から構成されており、その一部は核分裂が終了すると隔膜形成体の形成に関係する。隔膜形成体は微小管とアクチン繊維からなり、これが融合することによって細胞板 (cell plate) が生長し、新しい細胞壁となる。新しく形成される細胞壁の位置は、PPBが形成されていた位置と一致している。そのメカニズムの詳細は明らかでないが、アクチン繊維が関係しているらしい (浅田ら 1993, 柴岡 1995)。以上のように、微小管は細胞分裂の様々な場面に関係する重要な構造である (Goddardら 1994)。

(3) 細胞伸長と微小管

植物細胞は細胞壁に囲まれていることが特徴であり、これが植物の形態形成に大きな係りを持っている。伸長中の細胞壁は1次細胞壁と中層からなり、伸長が終了すると1次細胞壁の内側に2次細胞壁が発達することがある。木材の導管のような典型的な場合、2次壁は外側から内側に向かって S_1 層、 S_2 層、 S_3 層に分けられ、その内側にいば状層が認められることがある。細胞壁の骨格はセルロース微繊維が骨格を形成し、その間をヘミセルロースとペクチンおよびタンパク質が埋めている。2次壁には、多量のリグニンが含まれる (Cutter 1978, アルバートら 1995)。

細胞の伸長を規定している細胞壁の力学的構造に大きく関係しているのは多糖類、とくにセルロース微繊維である (桜井 1994)。すなわち、細胞壁の最内層に付加されるセルロース微繊維の配向に対して直交する方向に細胞伸長が起こる。セルロース微繊維の配向は、細胞表層微小管の配列方向によって制御されている。すなわち、セルロース微繊維を形成するためのセルロース合成酵素複合体は細胞膜の表面に存在しているが、細胞表層微小管が細胞膜に結合しているため、微小管の配列方向に平行に移動しながらセルロース微繊維を細胞壁の内側に付加していくことになる。そのため、セルロース微繊維と微小管は相互に平行な位置関係となると考えられている。また、化学処理によって微小管の配列を乱すと細胞の伸長方向が変わるという結果も、この仮説を支持している (宝月 1990, アルバートら 1995)。

なお、植物ホルモンも細胞表層微小管の配向に影響を与

えることを通してセルロース微繊維の方向を決め、細胞壁の伸長方向を決めると考えられている。オーキシン、ジベレリン、ブラシノリドは細胞の伸長軸に対して直交する微小管を増加させ、エチレン、サイトカイニン、アブシジン酸は平行な微小管を増加させる傾向がある (勝見 1995, 柴岡 1995)。この仮説における微小管の配向を決めるメカニズムは現在のところ明らかでないが、微小管と細胞膜とを架橋しているタンパク質が重要な役割を果たしていると考えられている (柴岡 1995)。以上みてきた仮説が現在のところ有力であるが、実際にはセルロース微繊維と微小管の配向が平行でない場合も認められることから、上記の仮説を再検討する必要を主張する研究者もいる (Emonsら 1992)。

(4) 細胞間の相互関係

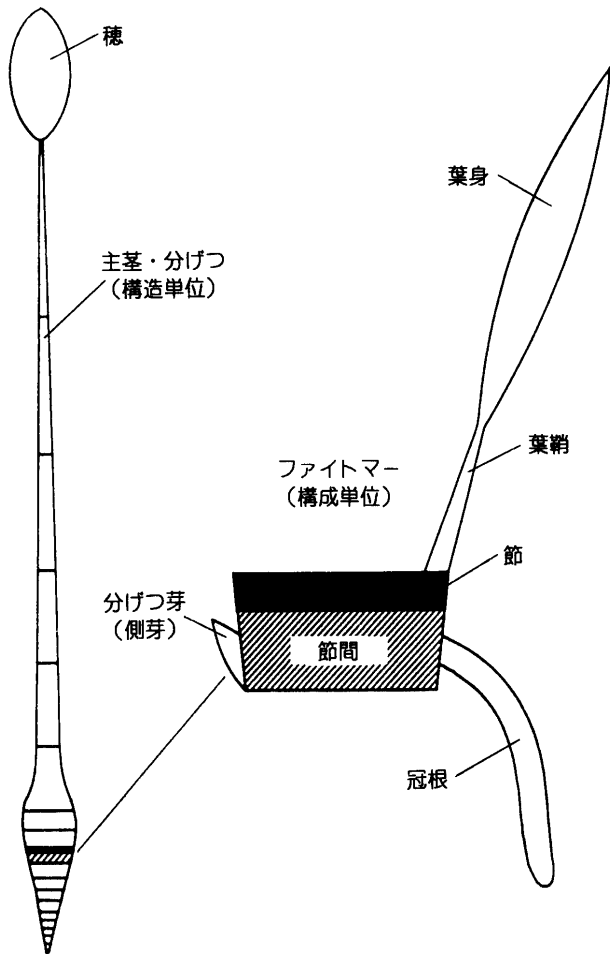
以上、細胞の構造と機能について簡単にみてきたが、植物における形態や機能を考える場合に重要な問題に、細胞と細胞との関係がある。異なるカテゴリーの問題を含んでいるが、ここでは2つのポイントを指摘しておきたい。

第1は細胞と細胞との連絡の様相である。本部導管を構成している導管要素はそれぞれが1個の細胞に由来するが、非常に特殊化して原形質と端壁 (の一部) が消失し、穿孔によって細胞内腔がつながり、導管を形成している。仮導管は、壁孔によって連絡している。一方、2次壁が発達していない細胞は原形質連絡を介して連続している (Kraglerら 1998)。この原形質連絡によって連絡した原形質の連続体のことをシンプラスト (symplast) という。これに対して、それ以外の部分、すなわち細胞間隙と細胞壁と導管部分をアポプラスト (apoplast) という (桜井 1997)。アポプラストとシンプラストの区分は、植物体内における物質の移動経路を考える場合に重要である (三村 1997, 森田・阿部 1999)。

第2のポイントは、生長過程における細胞間の位置関係の維持や変化の問題である。すなわち、細胞の分裂や伸長による生長に伴って細胞の大きさは変化し、細胞壁は拡大するが、隣接する細胞相互の位置関係はほとんどの場合、同調生長 (symplastic growth) によって維持される。これは、周辺部分を細胞壁が取り囲んでいる植物細胞の大きな特徴であり、前回解説した高等植物の積み重ね体制の基盤となっている。しかし、細胞間の位置関係が変化したとしか考えられないような例が認められることもあり、すべり生長 (sliding growth, gliding growth) や割込み生長・侵入生長 (intrusive growth) が起こっていると考えざるをえないが、詳細は明らかでない (原 1972)。

5. 構成単位としてのファイトマー

前回解説したように植物は軸性構造を持っており、その軸に沿って葉や側芽が規則的に着生している。これは、頂端分裂組織の活動によって葉や側芽が周期的に形成された



第1図 出穂期におけるイネを例にとって、構成単位 (metamer) としてのファイトマー (phytomer) および、これが積み重なってできた構造単位 (module) としての茎を示した模式図 (Nemoto ら 1995)。

結果である。そのため、植物体は葉や側芽を着生する茎断片という構成単位 (metamer) が、軸方向に積み重なったものと理解できる (第1図, Lyndon 1990)。このアイデアは古くからあり (Wardlaw 1952), ゲーテも同じ考え方を示すスケッチを残している (高橋 1988)。ここでは構成単位として、1枚の葉と1ヶの側芽を着生した茎断片を想定し、ファイトマー (phytomer) と呼ぶことにする (Bell 1991)。タケノコを縦切りしたときの見られる隔壁から隔壁までの部分が、生長したタケでいえば節から節までの部分が一つのファイトマーの例であり、その節に葉や側芽がついていることは肉眼で容易に確認できる。

植物の体がファイトマーが積み重なってできていることは、タケノコやタケのようなイネ科植物で分かりやすいため、イネ (川田ら 1963, Nemoto ら 1995), トウモロコシ (山崎・帰山 1982), その他の雑穀類 (中元・山崎 1988) の研究に適用され、茎葉部の生育や根系形成を解析する場合の視点とされている。例えば、水稻の根系を構成する冠根の始原体はファイトマーの茎部分に形成されるため、個体全体でみればファイトマーの数と冠根の数はほぼ比例的な関係にあり (森田ら 1997 a, b), ある時期までに形成さ

れた葉の総数が分かれば、根系を掘り出さなくてもおおよその冠根数を推定することができる。ただし、茎葉部を構成しているファイトマーの形や大きさは植物体の部位によって、すなわち生育時期によって異なっているので、その点も考慮する必要がある。なお、ファイトマーの考え方は単子葉植物に限らず、双子葉植物にも当てはめることができる (栗原 1988)。

ところで、イネでは、植物体から一つのファイトマーを取り出して生育させることができる。これは葉ざし法 (山崎 1978) と呼ばれている手法で、茎断片中に冠根始原体が形成される時期に一つのファイトマーだけを切り出して水耕すると約1ヶ月間生育させることができ、冠根は数十 cm に達する (森田ら 1991 a, b)。このことは、形態的単位としてのファイトマーが機能的にも一定の独立性を有することを示している。実際は、個体の茎葉部全体を構成している数多くのファイトマーの間に複雑な相互関係が作用するが、一つのファイトマーは機能的に完結した最小の単位としてすぐれた実験系となりうる。すなわち、ごく大ざっぱに言えば1枚の葉がソースであり、側芽と、茎断片中の冠始原体がシンクである (側芽を除去すれば根だけがシンクとなる)。さらに単純化された実験系としては器官培養・組織培養があるが (川田ら 1975, 川田・松井 1975), ファイトマーを取り扱う葉ざし法は、個体レベルの研究と器官培養・組織培養レベルの研究の間を埋める実験系として有用である。

なお、ファイトマーの側芽が発育した側枝でも同じようにファイトマーが積み重なっている。このようにファイトマーが積み重なって、その先端に生殖器官が着生する構造単位 (module) が個体を作り上げている (Halle 1986, Barlow 1989)。イネ科作物における1本1本の分げつは構造単位の典型的な例である。実際の個体の体制は、この構造単位がどのように組み合わさるかによって決まることになる (Halle 1986)。以上のような個体の体制をどのように考えるかという視点は、個体群生態学においても重要である (シルバータウン 1992)。

今回は、ファイトマーを形成する茎葉部の頂端分裂組織の構造と機能について整理する予定である。

引用文献

- アルバート, B. 著 中村桂子ら監訳 1995. 細胞の分子生物学. 第3版. 教育社, 東京. 1—1294.
- 浅田哲弘ら 1993. 遺伝 47(11): 18—23.
- Barlow, P.W. 1989. Bot. J. Lin. Soc. 100: 255—279.
- Bell, A.D. 1991. Plant Form. Oxford University Press, Oxford. 282—285.
- Burgess, J. 1985. An Introduction to Plant Cell Development. Cambridge University Press, Cambridge. 94—128.
- Buvat, R. 1989. Ontogeny, cell differentiation, and structure of vascular plants. Springer-Verlag, Berlin. 1—581.
- Cutter, E.G. 1978. Plant Anatomy. Part 1. Cells and Tissues. 2nd

- ed. Edward Arnold, London. 48—68.
- Emons, A.M.C. ら 1992. *Physiol. Plant.* 84: 486—493.
- Goddard, R.H. ら 1994. *Plant Physiol.* 104: 1—6.
- Halle, F. 1986. *Phil. Trans. Soc. Lond. B313*: 77—87.
- 原襄 1972. 植物の形態. 裳華房, 東京. 45—46.
- 宝月岱造 1990. 柴岡弘郎編 生長と分化. 朝倉書店, 東京. 84—93.
- 勝見允行 1995. 植物の化学調節 30: 167—174.
- 川田信一郎ら 1963. 日作紀 32: 163—180.
- 川田信一郎ら 1975. 日作紀 44: 93—108.
- 川田信一郎・松井重雄 1975. 日作紀 44: 293—300.
- Kragler ら 1998. *Ann. Bot.* 81: 1—10.
- 栗原浩 1988. 風土と環境. 農文協, 東京. 25—61.
- 黒岩常祥 1999. 細胞はどのように生まれたか. 岩波書店, 東京. 1—164.
- Lyndon, R.F. 1990. *Plant Development*. Unwin Hyman, London. 19—131.
- マルギュリス, L. 著 永井進監訳 1985. 細胞の共生進化 [上・下]. 学会出版センター, 東京. 1—489.
- Mauseth, J.D. 1988. *Plant Anatomy*. The Benjamin/Cummings, Menlo Park. 11—40.
- 三村徹郎 1997. 化学と生物 35: 643—648.
- 森田茂紀ら 1991a. 日作紀 60(別1): 238—239.
- 森田茂紀ら 1991b. 日作紀 60(別2): 235—236.
- 森田茂紀ら 1997a. 日作紀 66(別1): 198—199.
- 森田茂紀ら 1997b. 日作紀 66: 195—201.
- 森田茂紀・阿部淳 1999. 日作紀 68: 453—462.
- 中元朋実・山崎耕宇 1988. 日作紀 57: 476—481.
- Nemoto, K. ら 1995. *Crop Sci.* 35: 24—29.
- 桜井直樹 1994. 植物の化学調節 29: 65—78.
- 桜井直樹 1997. 化学と生物 35: 581—588.
- 佐藤七郎 1986. 細胞生物学. 岩波書店, 東京. 1—262.
- 佐藤七郎 1988. 細胞進化論. 東京大学出版会, 東京. 1—493.
- Segers, G. ら 1998. Bryant, J. A. and D. Chiatante ed. *Plant Cell Proliferation and its Regulation in Growth and Development*. Wiley, New York. 1—19.
- 柴岡弘郎 1995. 蛋白質核酸酵素 40: 33—42.
- シルバータウン, J.W. 著 河野昭一ら訳 1992. 植物の個体群生態学. 東海大学出版会, 東京. 1—274.
- Smith, L.G. and S. Hake 1992. *The Plant Cell* 4: 1017—1027.
- Sussex, I.M. 1989. *Cell* 56: 225—229.
- 高橋義人 1988. 形態と象徴. 岩波書店, 東京. 201—257.
- Wardlow, C.W. 1952. *Phylogeny and Morphogenesis*. Macmillan, London. 427—430.
- 山崎耕宇 1978. 日作紀 47: 440—441.
- 山崎耕宇・綿山長憲 1982. 日作紀 51: 574—590.