

(1970).

- 2) L. J. Audus : Herbicides. Academic Press, 2, 99~147 (1976).
- 3) S. R. Radosevich : Weed Sci. 25 : 316~318 (1977).
- 4) 西 静雄 : 植調. 14 (7). 4~8 (1980).
- 5) 竹松哲夫 : 除草剤研究総覧, 博友社 (1982).
- 6) C. Fedtke : Biochemistry and Physiology of Herbicide Action. Springer Verlag. Berlin, Heidelberg, New York (1982).
- 7) 石塚皓造 : 雑草研究 28 (4), 229~242 (1983).
- 8) 渡辺 泰 : 薬剤抵抗性 (深見・上杉・石塚編) p. 327 (1983).
- 9) 小林央往・植木邦和 : 同上 p. 342 (1983).
- 10) 古沢 巖・山田康之 : 細胞工学 4 (1). 62~69 (1985).
- 11) 松中昭一 : 農業および園芸 60 (1). 187~192 (1985).
- 12) 竹松哲夫・竹内安智 : 芝生除草の理論と実際, 博友社 (1985).
- 13) 吉田茂男・浅見忠男・高橋信孝 : 第49回有機合成シンポジウム要旨 2-15 (1986).

培養細胞からの茎葉分化と表層細胞

名古屋大学農学部 前田英三・中村智恵美

無菌培養カルスから幼芽を分化させることによって, コピー作物の大量増殖, 雑種細胞や遺伝子導入細胞からの新作物の創製などが, 現実の生物工学的手法となっている。

イネのカルス培養および薬培養において, カルス塊をアブサイシン酸で前処理したのち, サイトカイニンを含む培地に継代培養すると, 茎葉の分化頻度の高まることが知られ, 茎葉分化の人為的制御の一層進展することが期待されている^{4, 8, 11)}。他方, 茎葉の分化初期におけるカルスの構造と機能の変化は, いまだ不正確な認識にとどまっている。このために, 特に单子葉作物において, 胚発生と茎葉分化との区別が明瞭でなく, 種々な混乱を招いている。したが

って, この問題を解明する試みの一つとして, 胚状体分化および茎葉器官分化と細胞表層の構造変化との関係について, 以下に述べることをする。

1. 細胞表層

従来, 多くの微生物学者は, 表面に微繊維を生じない突然変異体 (naked mutant) を用いて, バクテリアの研究を進めて来たが, 1969年 Ivan L. Rothはバクテリアの表面に炭水化物からなる微繊維を発見した。細胞表層を構成するこの多糖質層は, バクテリアが他のバクテリアや宿主細胞の表面に付着するのに役立つ。

高等植物細胞の表層に炭水化物からなる硬質

の細胞壁が存在することは、すでに早く1665年に Robert Hooke が光学顕微鏡観察によって確認している。

即ちバクテリアや動植物などのすべての生物細胞の表層には、細胞自身によって生産され、その構造が決定される多糖質繊維層があり、この繊維層には特異な機能が付与されていることが明らかとなった。

普遍的に存在するこのような多糖質繊維層はグリコカリックス (glycocalyx) と呼ばれている。この層を構成する微繊維自体の糖組成は、同じ生物体の細胞間でも厳密には異なっており、また個々の細胞の生長につれて、その組成が変化するものと考えられている³⁾。

ちなみにグリコカリックスは、H. S. Bennett (1963) の造語であり、小腸上皮細胞の微絨毛の先端に見られるムコ多糖からなる構造で、細胞表面を覆う糖蛋白質や多糖であり、糖衣と訳されている¹⁴⁾。

単細胞藻類の細胞は、セルローズやペクチンからなる細胞壁に囲まれているが、進化するにつれて藻類は粘液質 (mucilage) のなかにコロニーを作り集合するようになる。より進化した植物である海草は、葉状体 (thallus) を形成するが、まだ粘液質の外被をもっている。海草のこの粘液層は多量の水分を保持し、蒸散による水分不足から植物体を保護している。またその性質は、海草の表面をつたって水が移動するのを可能にしている。陸上植物は、一般に粘液質外被をもたないので、常に水を体内に保持しなければならない。特に乾燥地帯に生育するとき、体内水分を失なわないような構造が必要である。したがって陸上植物は、不透水性のクチクラで覆われた表皮細胞で保護されている。クチクラは、陸上植物の進化に重要な役割を演

じた⁵⁾。

高等植物における粘液質外被は、根冠 (root cap)、柱頭 (stigma)、食虫植物の粘液腺などの特異な部分にのみ見られる。コケ類は、通常一層の細胞から構成されるので、湿地にのみ生育する。シダ類 (fern) の前葉体 (prothallus: n 配偶体) は、表皮もクチクラもなく、湿地に適応して生育するが、孢子体 (2n) はクチクラと気孔をもった表皮系をもち、維管束系を形成し、乾燥条件に対する耐性を獲得している。

2. 茎 葉 分 化

イネカルスが無菌培地上で不定形の生長をするとき、その表層には堅牢な細胞壁やクチクラが発達せず、表層細胞は不安定で壊れやすく、また培養液で湿ったように見える。このことから、イネカルスの表層は、不透水性のクチクラで表皮細胞が覆われるまえの、進化程度が不十分な植物の表面と似た性質をもっている。即ち、水と水に含まれる物質の移動に、カルスの表層が大きな役割を果たしていることが期待される。

愛知旭の種子起源のカルスで小塊状の表面が見られており、その走査電子顕微鏡写真を図1

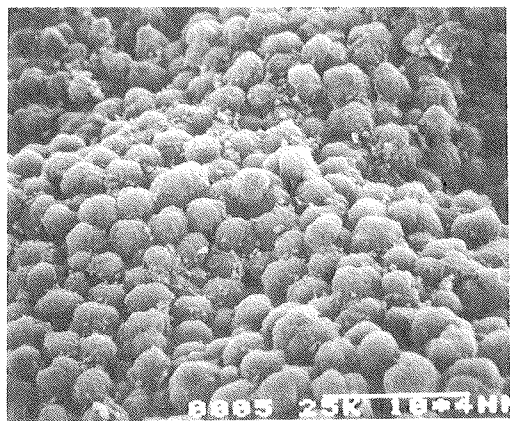


図1. イネカルス表面の走査電子顕微鏡像

に示した¹⁰⁾。愛知56号とA R-1の雑種イネの薬を25日間培養したときに生じた花粉起源カルスでは、カルスの表面に見られる典型的な小塊状の突起と、茎葉表面のような規則的に並んだ表皮状細胞とが観察された⁶⁾。カルスの不安定な表層構造が安定化し、茎葉表面に見られるような構造に変化する過程が、イネの茎葉分化初期過程の重要な一側面であると言える⁷⁾。

3. 直接的分化

一度カルス塊となった細胞から茎葉が再分化する場合が植物体からの間接的分化であるが、植物体表面から直接、胚状体または茎葉が分化する直接的分化の例が報告されている。

白クローバ (*Trifolium repens*) の未熟な受精胚 (zygotic embryo) を 0.05mg/l ($2 \times 10^{-7}\text{M}$) BAP (6-benzylaminopurine) で培養すると、下胚軸表皮から直接的に、体細胞胚 (somatic embryo) が生じる^{9, 13)}。

胚状体誘導の始まりは、表皮細胞の増殖が垂層分裂 (anticlinal division) によっていた状態から、並層分裂 (periclinal division) に変化することで認められる。

表皮系が分化していない未熟胚から体細胞球状胚 (globular embryo) が形成されるとき、表層付近の複数の細胞 (superficial cells) が分裂する。このとき、球状胚は親組織と幅ひろい面で結合した状態で発生し、胚柄 (suspensor) を形成しない。球状胚を取り囲んでいる結合組織が、胚柄の役割をすると考えられている。胚状体は通常、親組織との間に維管束連絡 (vascular connection) を形成しない。

発育が進み表層に表皮系が分化したのちの受精胚を培養すると、表皮細胞のフィラメント状になった単細胞から、分泌腺毛のような構造を

経過して胚状体が発生する。

このような表皮系の二次増殖によって発生した毛状体 (hair-like structure) は、細胞壁のクチン化 (cutinisation) やカロース化 (callose deposition) によって、毛状体発生付近の細胞から、物理的生理学的に隔離される。この場合の球状胚は単細胞起源であり、細い胚柄状組織によって親組織と結合している。

蛍光顕微鏡観察のためには、オーラミンO (auramine O) でクチン質、アニリンブルー (decolourized aniline blue) でカロース、カルコフロール (calcofluor white) で細胞壁を染色することにより、球状胚の親組織からの生理的分離を確認できる。

細胞壁の肥厚や原形質分離による原形質連絡 (plasmodesmata) の切断などにより、特定細胞が親組織から分離され、胚形成が促進される場合のあることが知られている。

白クローバーの受精胚から直接発生した一次胚発生 (primary embryogenesis) に、更に二次胚発生 (secondary embryogenesis) の生ずる場合もある。一次胚の生長は受精胚自体の発達を抑制し、二次胚の生長は一次胚の発育を抑制する。即ち、一次胚や二次胚の発生に際して、頂芽優勢 (apical dominance) の消失に似た現象が出現する。

以上の結果から図2に、直接的胚形成過程と間接的胚形成が比較されている。未成熟な初期胚(A)では、すべての組織が分裂細胞から構成されており、多層の複数の細胞から芽状突起(B)が生じる。このような芽状突起は、多胚形成などの場合に見られる。極性をもった初期胚または幼植物(C)では、表皮系が未熟な分裂細胞から構成されており、若い表皮系から多細胞起源

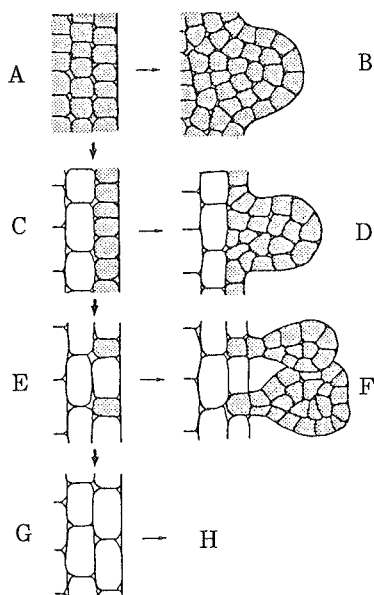


図2. 未熟胚からの直接的胚発生と成熟組織からの間接的胚発生^{9,13)}

の突起(D)が生じる。表皮系を構成する細胞のなかに未成熟な細胞が混在する場合(E)は、単一の未熟細胞から突起が起源する(F)。構成組織がすべて成熟した場合(G)には、カルス形成と再分化によってのみ、胚形成が間接的に誘導される。

4. 表皮細胞の特性

多胚形成が *in vivo* で通常見られるラフレモン (*Citrus jambhiri*, rough lemon: インド原産のオレンジの台木) で、初期胚の表層細胞の外側細胞壁に、オスミック染色性顆粒が見られるが、胚発生が進みハート状中期胚となると、表層細胞の細胞壁外層にクチクラの重合が起こる。クチクラ層の形成は、オスミック酸の2時間から4日間の固定で、クチクラ層の内部が溶解し、包埋プラスチックから材料が離れることによって知りうる。生長した茎葉では、気孔下空隙にもクチクラ層が形成される。

未熟胚での表皮形成は、クチクラ層の形成と

ともに、表皮細胞における垂層分裂の確立によっても知り得る。球状胚の表層細胞では並層分裂が見られるが、球状後期胚では並層分裂が減少する。ハート状胚になると、表層細胞に垂層分裂が多くなる。ハート状初期胚の下胚軸表皮細胞で並層分裂が見られるが、ハート状後期胚の表皮細胞では垂層分裂のみとなる。

完成した表皮系は、高度に分化の進んだ細胞からなり、垂層分裂のみで増殖する。並層分裂は、毛茸 (trichome) や多層表皮系などの形成されるときにのみ見られる。

表皮細胞には、一般に特種な形のプラスチド (plastid) があり、クチクラ層の形成、細胞の分裂方向などとともに、プラスチドの微細構造から表皮細胞を知ることできるが、この構造からの推定は正確でない場合もある。

幼胚から表皮を切除すると、切除部位における表皮系の再生は観察されない。球状胚またはハート状胚から表皮を除くと、不定形のカルスが発生し、トルペド期あるいは、それ以後の胚から表皮系を除くと、創傷周皮 (wound periderm) が生じる。表皮系の新生は、胚発生、側根形成および不定芽の内生成 (endogenous formation) の際に限り観察される。また表皮系をもった茎をたがいに接着しても、接ぎ木を形成しない^{1, 2, 12)}。

このように植物の表皮は、胚発生の初期に分化したのちには、その構造が失なわれると、一般に再生することがない。したがって、イネカルスからの茎葉再分化の際に見られる表皮系の再生は、細胞分化の人為的制御の側面から興味深い現象であると言える。

引用文献

- 1) Bruck, D.K. and D.B. Walker 1985. Bot. Gaz. 146:188~195.
- 2) Bruck, D.K. and D.B. Walker 1985. Amer. J. Bot. 72:1602~1609.
- 3) Costerton, J.W. et al 1978. Sci. Amer. 236(1):86~95.
- 4) Inoue, M. and E. Maeda 1981. Japan. Jour. Crop Sci. 50:318~322.
- 5) Juniper, B.E. and C.E. Jeffree 1983. Plant Surfaces. Edward Arnold.
- 6) 加藤恭宏・中村智恵美・服部一三・前田英三 1986. 日作紀 55:印刷中.
- 7) Maeda, E., M-H. Chen and M. Inoue 1986. Biotechnology in Agriculture and Forestry 2, Crops I, ed. by Y.P.S. Bajaj, Springer-Verlag. 105~122.
- 8) Maeda, E., M. Inoue and M-H. Chen 1982. Tissue Culture of Economically Important Plants, ed. by A.N. Rao, Singapore 1~6.
- 9) Maheswaran, G. and E.G. Williams 1985. Ann. Bot. 56:619~630.
- 10) 中村智恵美・樋口暢宏・前田英三 1985. 植物組織培養第9回講演要旨 100.
- 11) Torrizo, L.B. and F.J. Zapata 1986. Plant Cell Reports 5:136~139.
- 12) Walker, D.B. and D.K. Bruck 1985. Can. J. Bot. 63:2129~2132.
- 13) Williams, E.G. and G. Maheswaran 1986. Ann. Bot. 57:443~462.
- 14) 山田常雄ら編集 1983. 岩波生物学辞典第3版 岩波書店.

世界の農耕地雑草とその調査研究(12) ——ムラサキ科——

宇都宮大学雑草防除研究施設 竹松哲夫・一前宣正

ムラサキ科概説

ムラサキ科 (*Boraginaceae*) は、双子葉植物綱、合弁花亜綱、ナス目に分類され、草本あるいは木本である。葉は通常互生で托葉はない。花は放射相様で、うず巻き状(巻散花序)につき、5数性である。花冠は合弁で車状、鐘形または漏斗形。子房は上位で2室であるが、

偽壁ができて4室となる。果は石果または4個の小堅果状の分果となる。種子には胚乳のあるものと全くないものがみられる。世界に約100属2,000種があり、日本には11属以上がある。米名は Borage Family, 中国名は紫草科という。

人類との関係では、薬用・染料・香料・観賞用などとする。