

植物 (1) Plantae



植物

一次細胞内共生のみに由来する光合成生物

= 一次植物

= 緑色植物（広義の緑藻 + 陸上植物）、
紅色植物、灰色植物

スーパーグループ: アークエプラスチダ
(Archaeplastida)

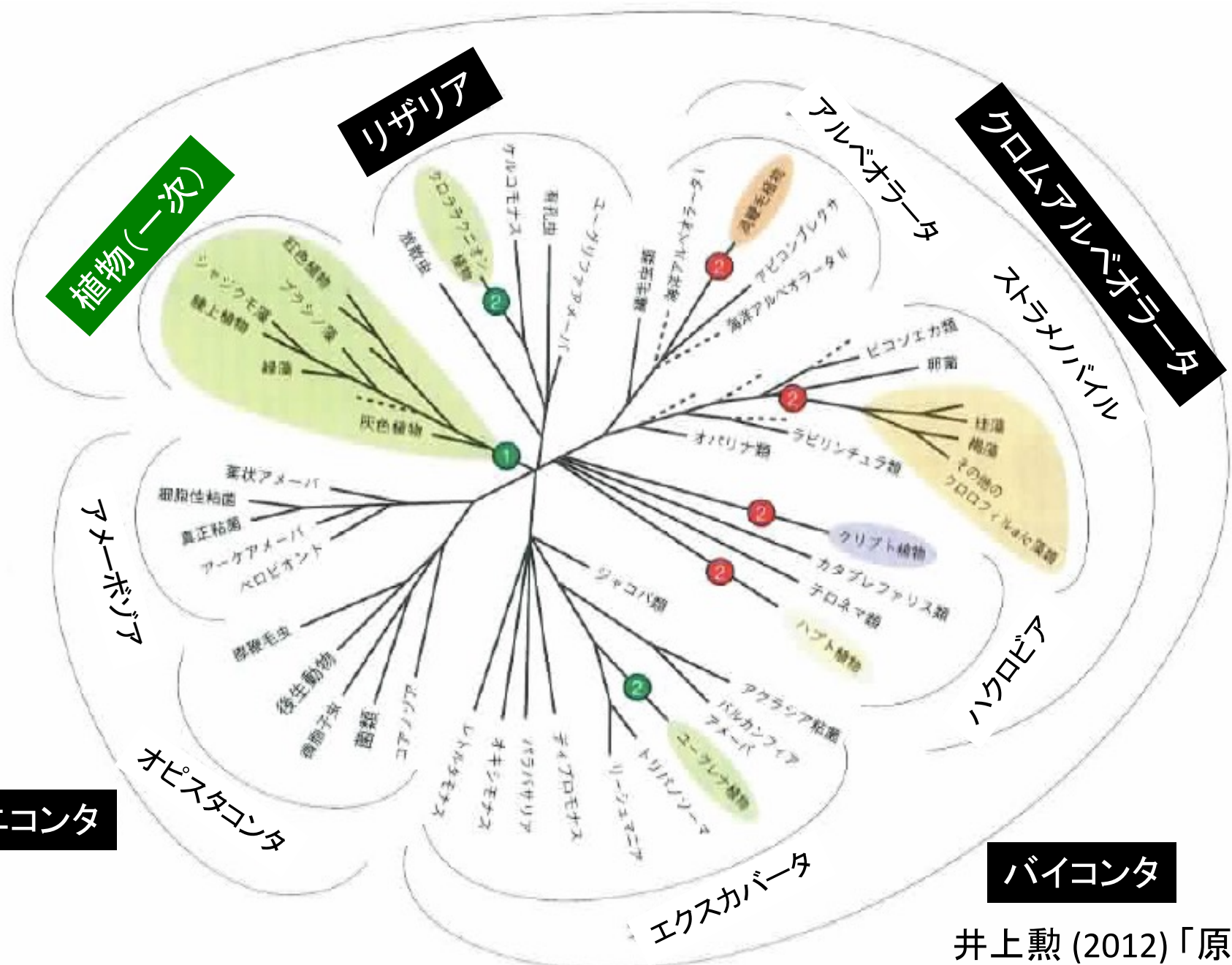
OUTLINE

灰色植物と紅色植物

陸上植物にいたる系統

陸上植物の特徴

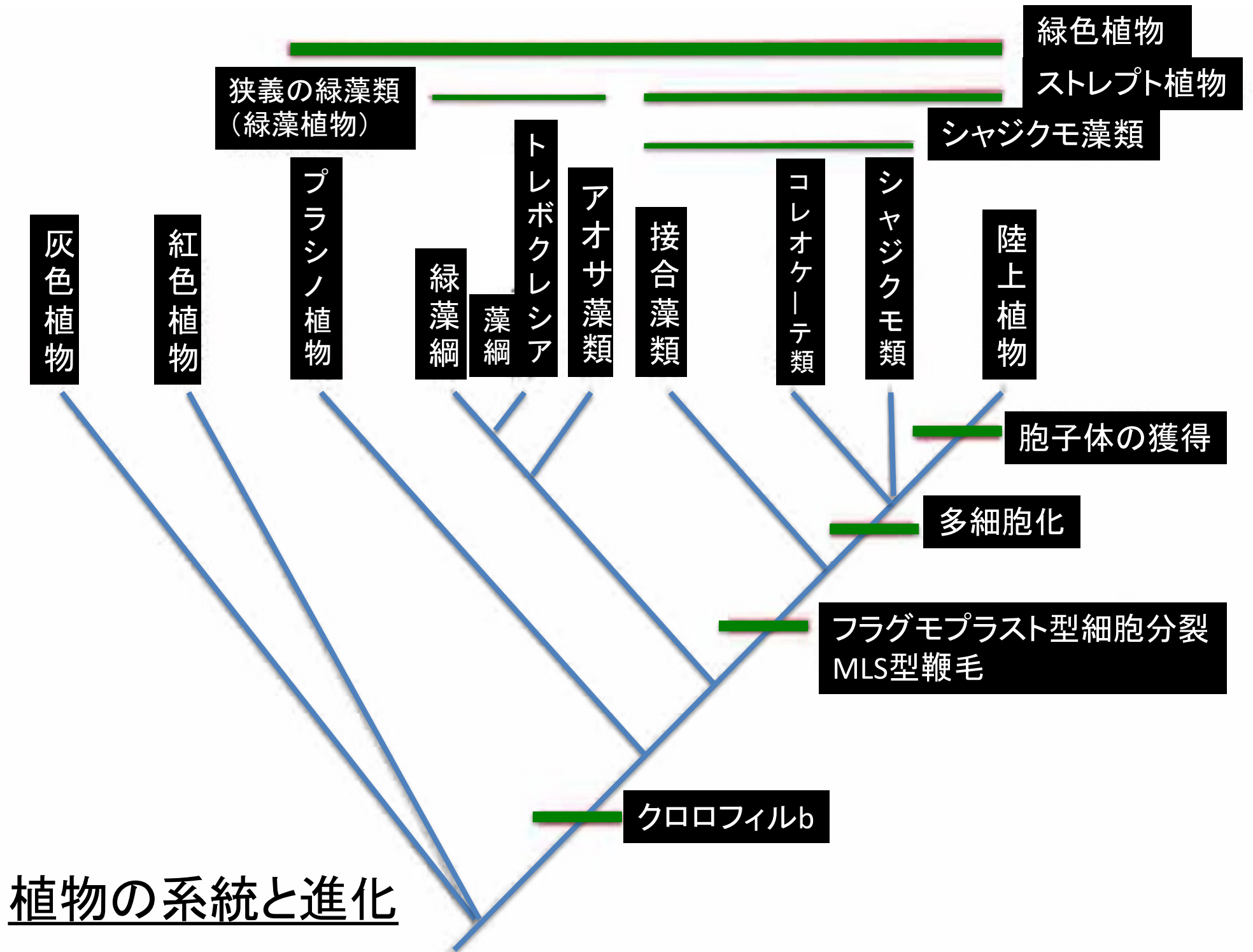
灰色植物と紅色植物



井上勲 (2012)「原生動物」
 遺伝 66, p439-444

真核生物の分子系統

ただし、紅色植物の二次共生はクロムアルベオラータの根元で起こったとある



灰色植物

淡水棲の単細胞真核藻類

灰色藻の葉緑体(シアネレ)は藍藻が一次共生により形成
遊泳細胞を生じる属は二本の不等長鞭毛をもつ

名前と異なり深い青緑色

光合成色素として藍藻が持っているフィコビルタンパク質
を保持しているため

灰色植物門「Glaucophyta」の語源であるギリシア語の *glaucus* は地中海の色
(sea-green)を表現する言葉であったが、これが英語の *glaucous*(淡い青緑色、
青味がかった灰白色)を経て和訳された際に、単なる灰色になってしまった



Glaucocystis sp.

<https://ja.wikipedia.org/wiki/灰色藻>

より

紅色植物

およそ4000種が知られている。そのほとんどが**海産多細胞性**
例外的に淡水産のカワモズクや陸上の湿地に生育する
単細胞性のチノリモなどがある

他の真核藻類と異なり、**鞭毛を持った細胞は見つかっていない**。
紅藻の葉緑体はクロロフィル a と様々なフィコビルタンパク質
によって着色しており、これが紅藻の赤っぽい色調を成している。

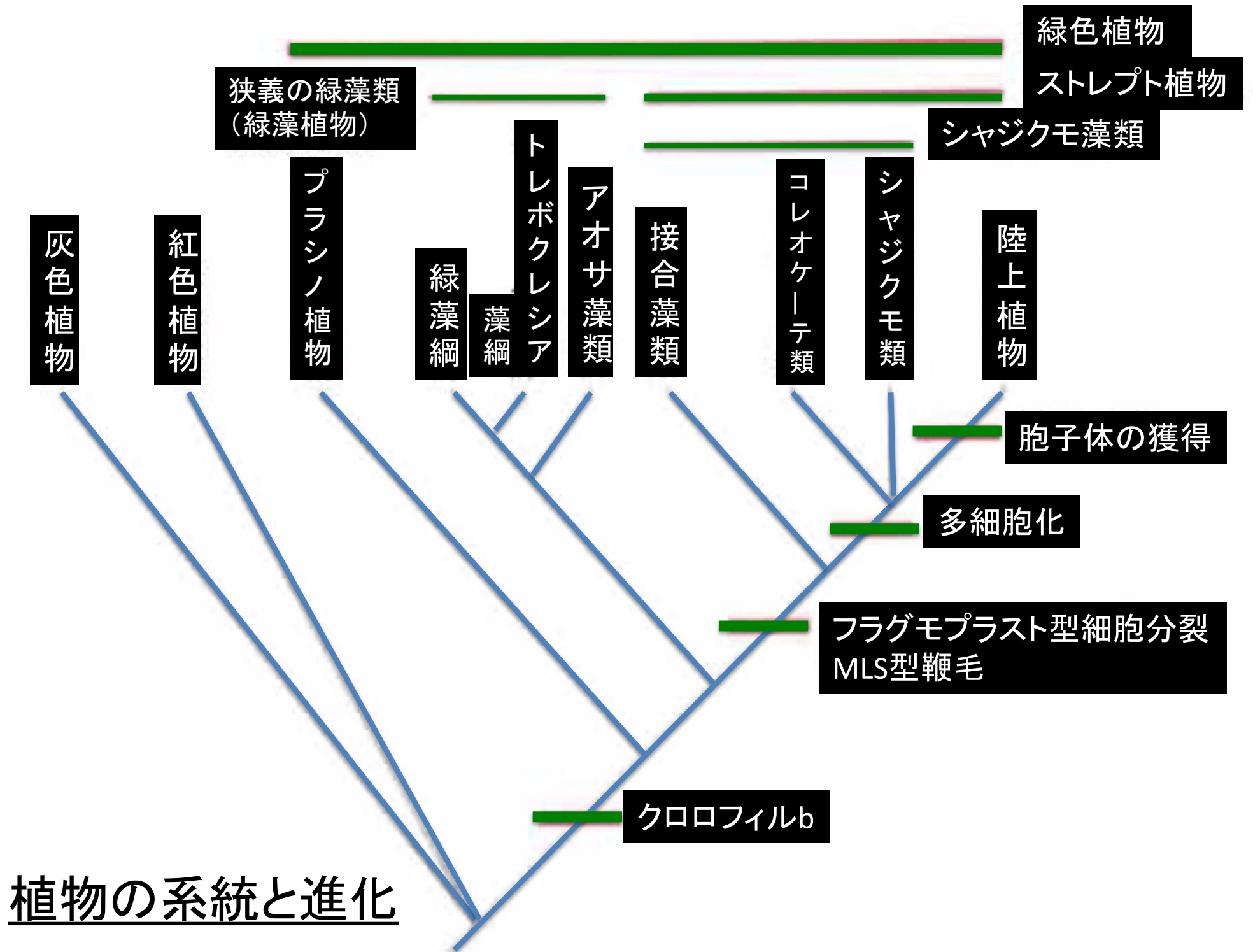
海苔や**ダルス**のようにアジアやヨーロッパでは伝統的な
食材であり、また**寒天**や食品添加物(増粘多糖類)の原料
としても用いられる

<https://ja.wikipedia.org/wiki/紅藻>

食用海苔

1. 海藻。紅色植物門 ウシケノリ綱・ウシケノリ目・ウシケノリ科・アマノリ属 (*Pyropia*) に属するグループ。岩海苔(いわのり)とも呼ばれ、板海苔に加工されるアサクサノリ、スサビノリ、ウップルイノリなど。韓国海苔もこの属から作られる。
2. 海藻。緑色植物門・緑藻亜門・アオサ藻綱・アオサ目・アオサ科に属する、アオサやアオノリ。
3. 川産。緑色植物門・緑藻亜門・トレボウクシア藻綱・カワノリ目に属し、静岡県、高知県、埼玉県などの山間の清流に産するカワノリ。
4. 川産。真正細菌ドメイン・シアノバクテリア門・ネンジュモ綱・クロオコックス目・クロオコッカス科・スイゼンジノリ属に属するスイゼンジノリ。

陸上植物にいたる系統



陸上植物にいたる系統 1

緑色植物の特徴

- クロロフィルaの他に補助色素としてクロロフィルbを持つ
- 生殖細胞が2本のむち型鞭毛をもつ。

※ 真核生物のは鞭型(表面に付着物がない)と羽根型(両羽/片羽、表面に小毛が並列)の2型に分類されていた。しかし「羽」と呼ばれて一括りにされてきた修飾構造には、分類群毎の差異がある事が電子顕微鏡の普及と共に判明してきた。従って、鞭型鞭毛や羽根型鞭毛という表現は、単に鞭毛の形状を表した便宜的なものにすぎない。

陸上植物は緑色植物の一群から進化してきた

陸上植物にいたる系統 2

緑色植物の分類

緑色植物には多様な植物群が含まれている

- 単細胞藻類: クロレラ (緑藻植物門・トレボウキシア綱)、
クラミドモナス (緑藻植物門・緑藻綱)
- 群体を形成するもの: ボルボックス (緑藻植物門・緑藻綱)
- 糸状藻類; アオミドロ (ストレプト植物門・接合藻綱)
- 平面状; アオサ (緑藻植物門・アオサ藻綱)

細胞内の形態や多細胞の体制により分類されていた

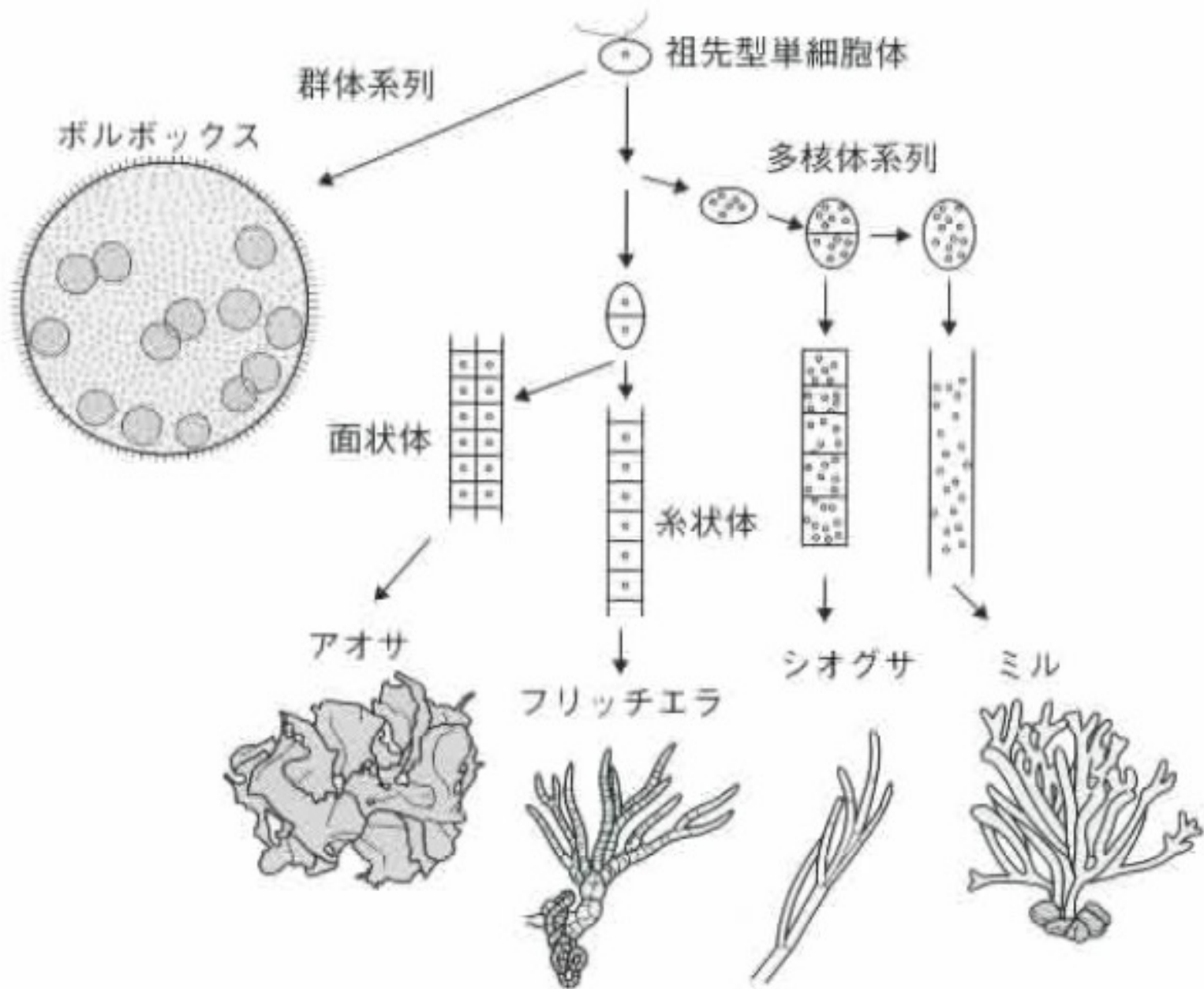
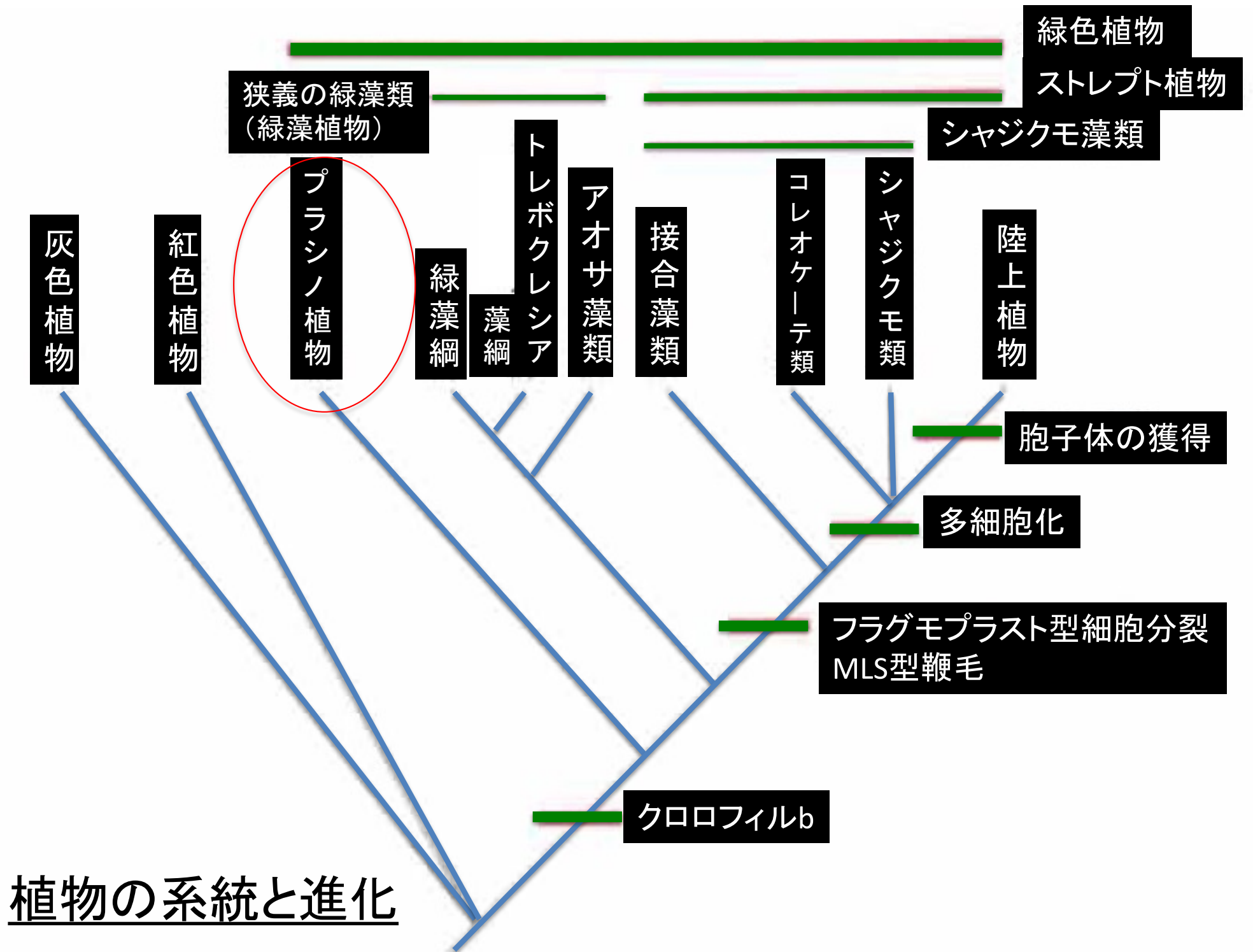


図 1.6 緑藻の体制の多様性

緑藻では、多細胞化は複数回独立に起きている。体制を考慮した概念図であり、実際の系統関係を反映しているとは限らない。(McCourt, 1995 を改変)



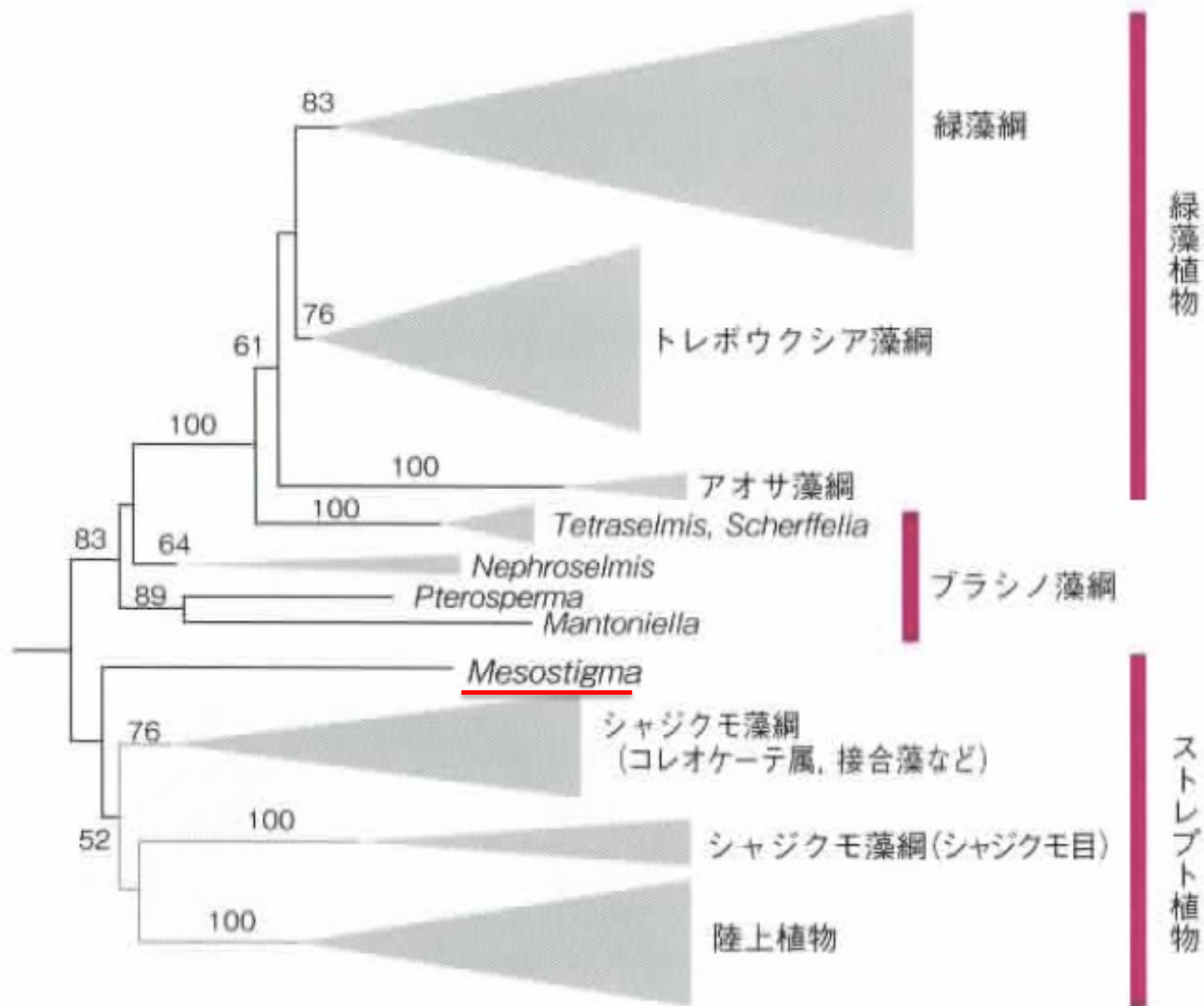


図 1.7 18S rDNA の塩基配列に基づく緑色植物の分子系統樹
 陸上植物はストレプト植物に入る. 各枝上の数字はブートストラップ値. (千原, 1999)

陸上植物にいたる系統 3

分子分類

緑色植物は、大きく二つの系統に分かれることが判明

(1) **ストレプト植物** (Streptophyta)

陸上植物、シャジクモ藻類、接合藻類など
接合藻類の一群が陸上植物の姉妹群

(2) **緑藻植物** (狭義の緑藻類)

陸上植物にいたる系統 4

プラシノ藻類

プラシノ藻類は、単細胞の微細藻類。クロロフィルa, bをもち、過去には緑藻類に分類されていた

しかし、鞭毛のつき方や細胞表面に鱗片とよばれる構造があることから緑藻とは区別された。

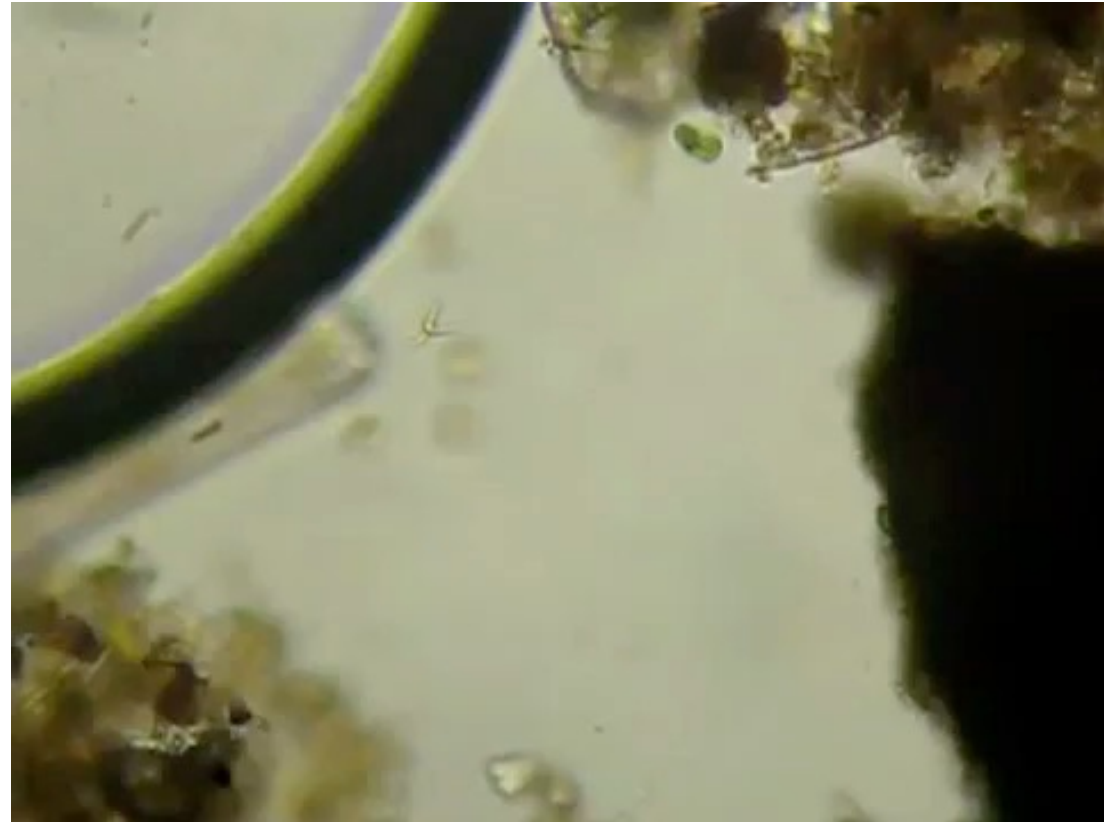
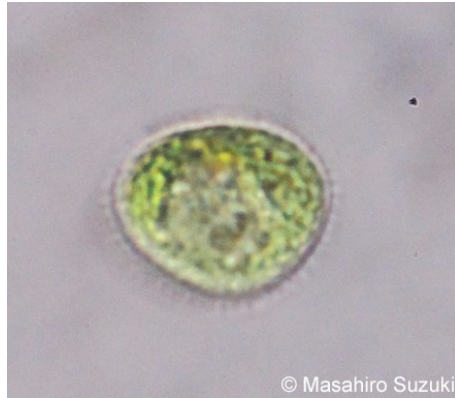
分子系統解析では、単系統にまとまっていない(多系統群)。

メソスティグマ (*Mesostigma*)はストレプト植物のクレードの基部に位置しており、プラシノ藻類は、緑色植物の多様化の初期に分岐した生物群と考えられる。

かつては広義のプラシノ植物門(Prasinophyta)に含まれていたが、現在ではメソスティグマ藻植物門という独立した門を形成。

メソスティグマ・ビリデ

Mesostigma viride



http://natural-history.main.jp/Tree_of_life/Eukaryote/Plantae/Streptophyta/Mesostigma/Mesostigma_viride.html より

シャジクモ綱のどれが、陸上植物に近縁なのか 1

シャジクモ綱 Charophyceae

シャジクモ目 Charale

クロロキブス目 Chlorokybales

クレブソルミディウム目 Klebsormidiales

ホシミドロ目 Zygnematales (接合藻)

コレオケーテ目 Coleochaetales

陸上植物にいたる系統

分子分類

緑色植物は、大きく二つの系統に分かれることが判明

(1) **ストレプト植物** (Streptophyta)

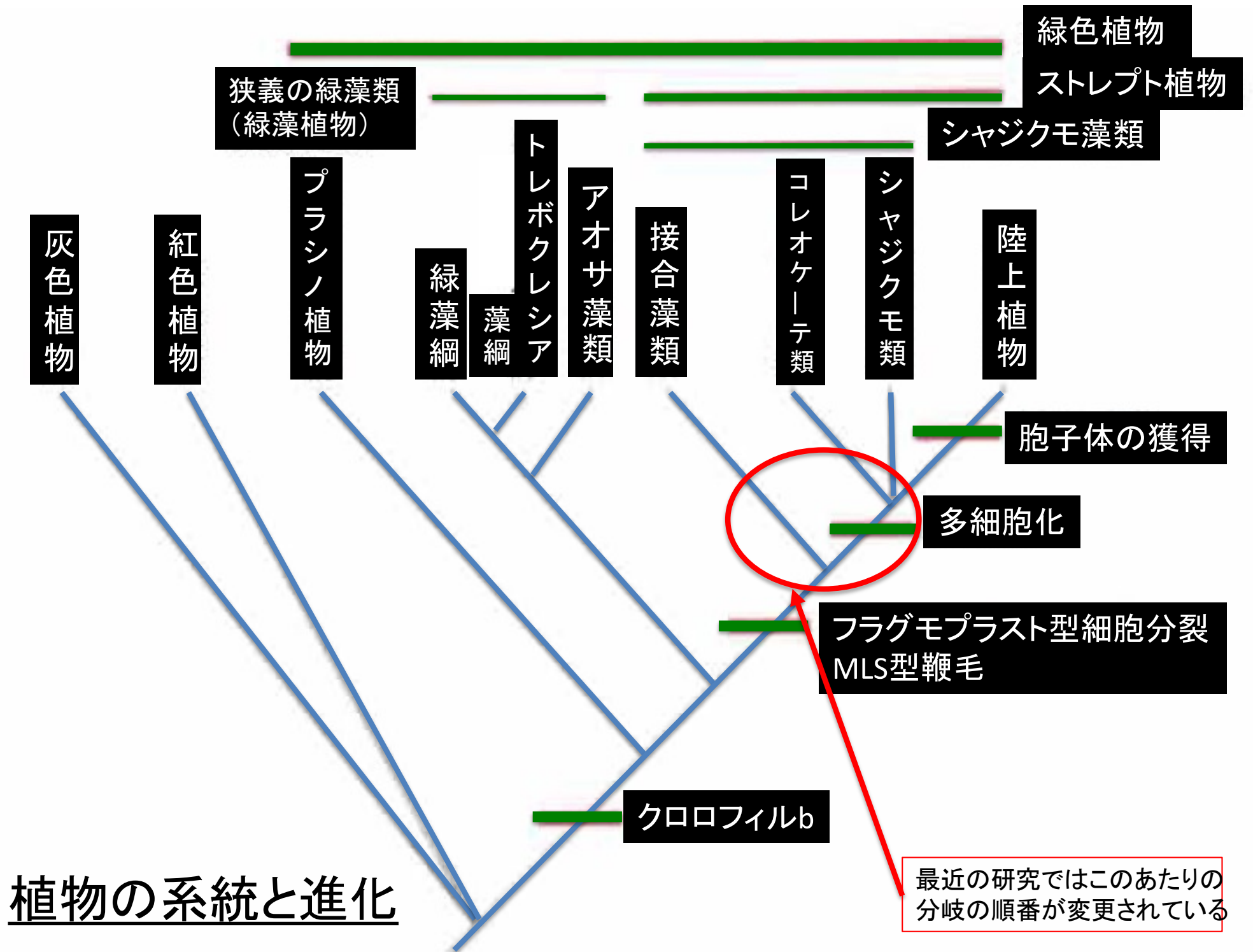
陸上植物、シャジクモ藻類、接合藻類など

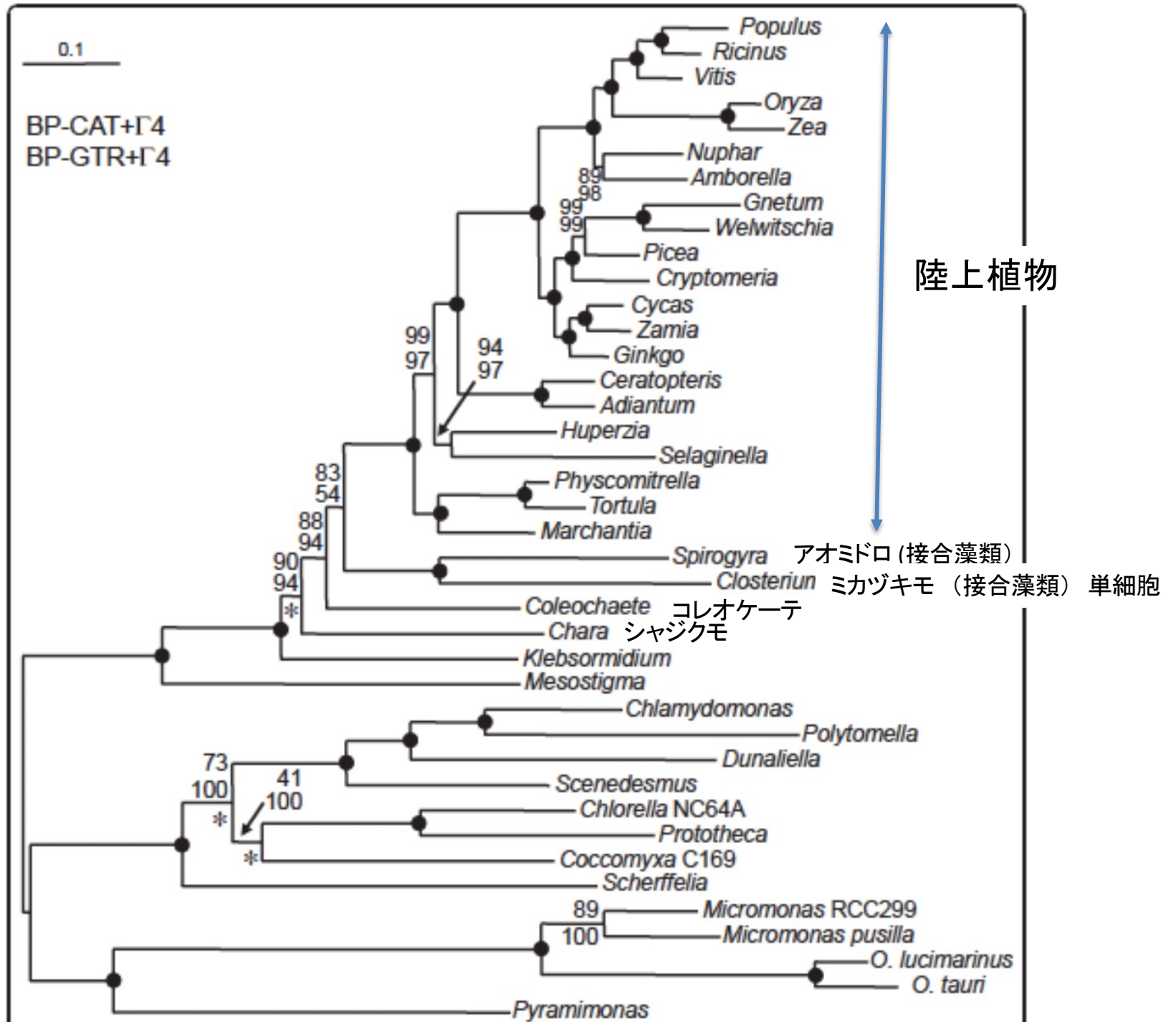
シャジクモ藻類の一群が陸上植物の姉妹群だが
どのグループかはまだ確定していない

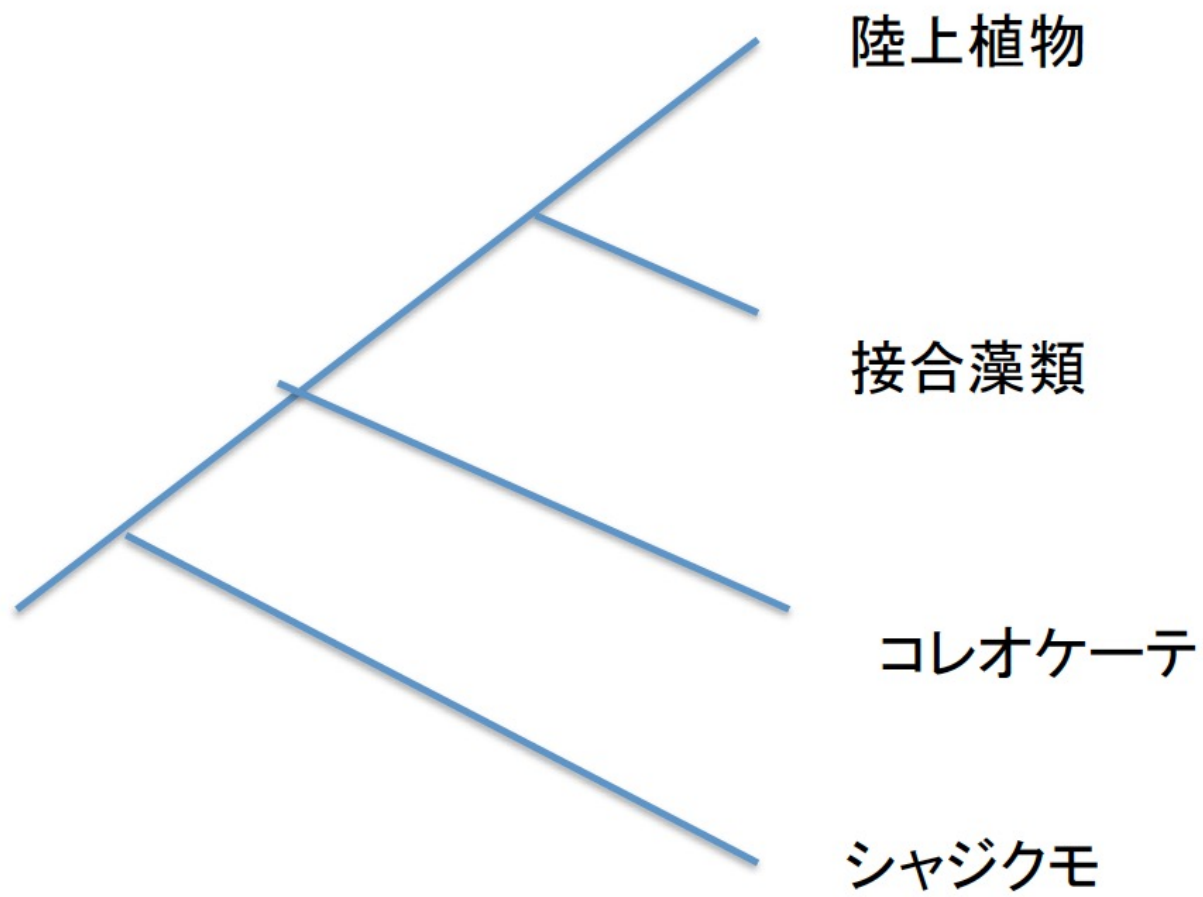
(2) **緑藻植物** (狭義の緑藻類)

陸上植物

コケ植物、シダ植物、裸子植物、被子植物

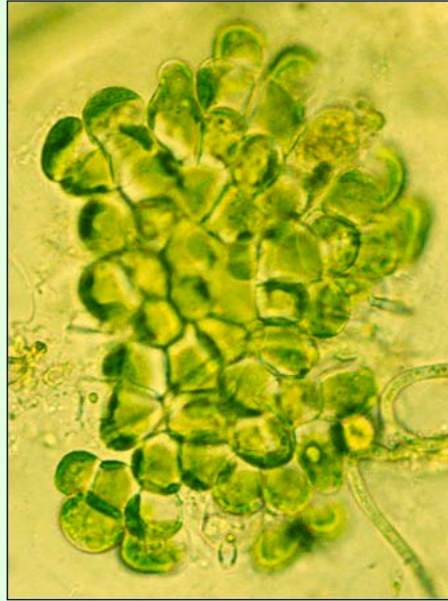




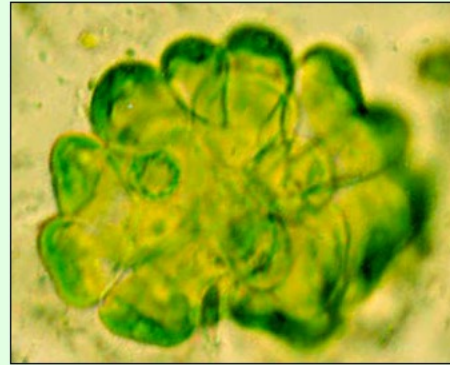


コレオケーテ

緑色植物門 シャジク綱 コレオケーテ目 コレオケーテ属



A



B

スケールは100 μm (0.1mm) です。

A: コレオケーテ属 *Coleochaete scutata* 群体長 210 μm 細胞長 25 μm
B: コレオケーテ属 *Coleochaete scutata* 群体長 100 μm 細胞長 20 μm



C



D

スケールは100 μm (0.1mm) です。

C: コレオケーテ属 *Coleochaete pulvinata* var. *baileyi* 群体長 165 μm 細胞長 30 μm
D: コレオケーテ属 *Coleochaete pulvinata* var. *baileyi* 群体長 70 μm 細胞長 17 μm

多細胞といっても
群体

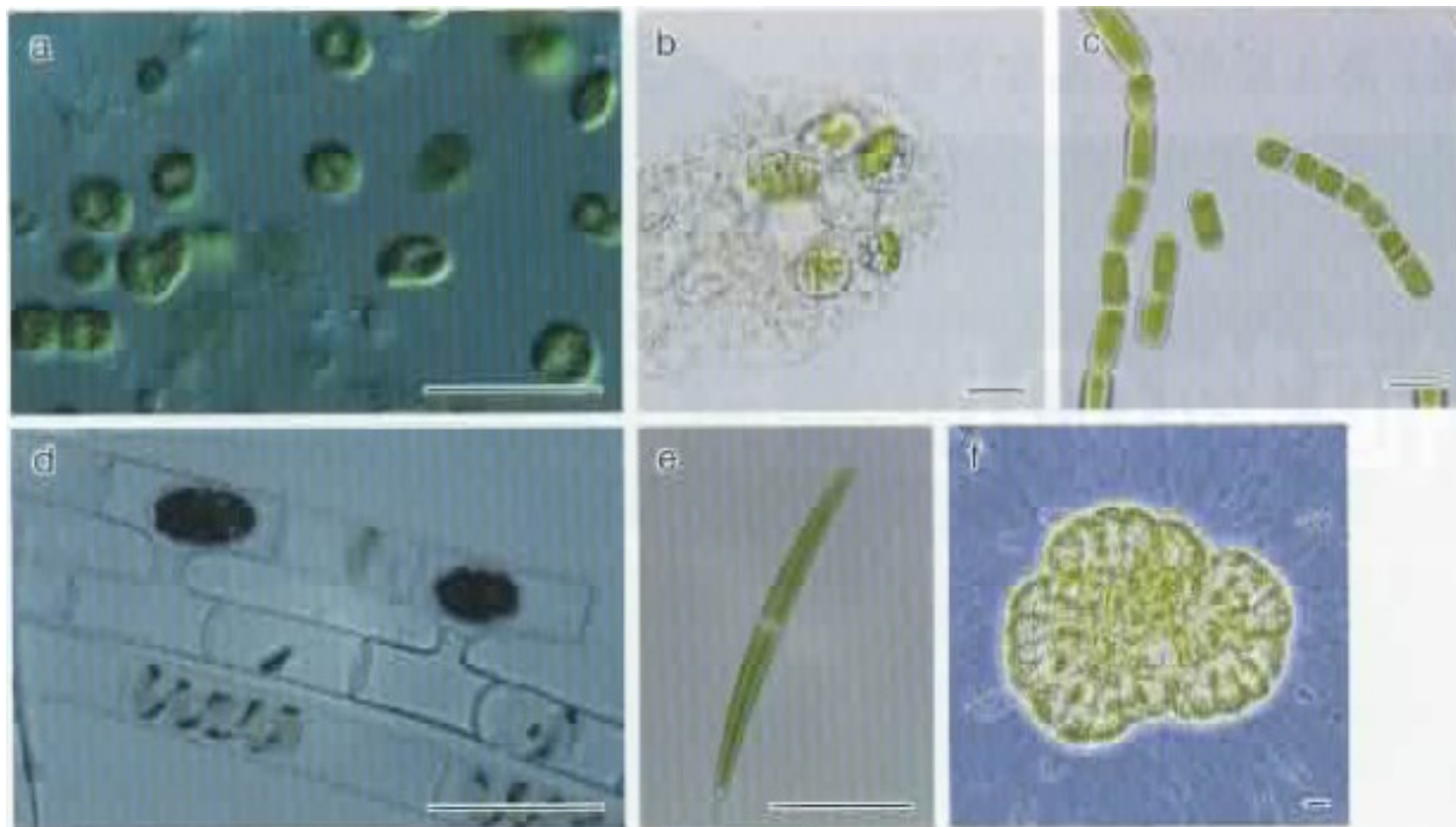


図1 シャジクモ藻類の形態

(a) メソスティグマ類 (*Mesostigma viride*)。スケールバーは32 μm 。(McCourt *et al.*, 2004 から許可を得て転載)

(b) クロロキブス類 (*Chlorokybus atmophyticus*)。スケールバーは10 μm 。(著者原図)

(c) クレブソルミディウム類 (*Klebsormidium flaccidum*)。スケールバーは10 μm 。(著者原図)

(d), (e) ホシミドロ類。

d: *Spirogyra* sp.。スケールバーは64 μm 。(McCourt *et al.*, 2004 から許可を得て転載)

e: *Closterium peracerosum-strigosum-littorale* complex。スケールバーは50 μm 。(Tsuchikane *et al.*, 2012 から許可を得て転載)

(f) コレオケーテ類 (*Coleochaete orbicularis*)。スケールバーは10 μm 。(著者原図)

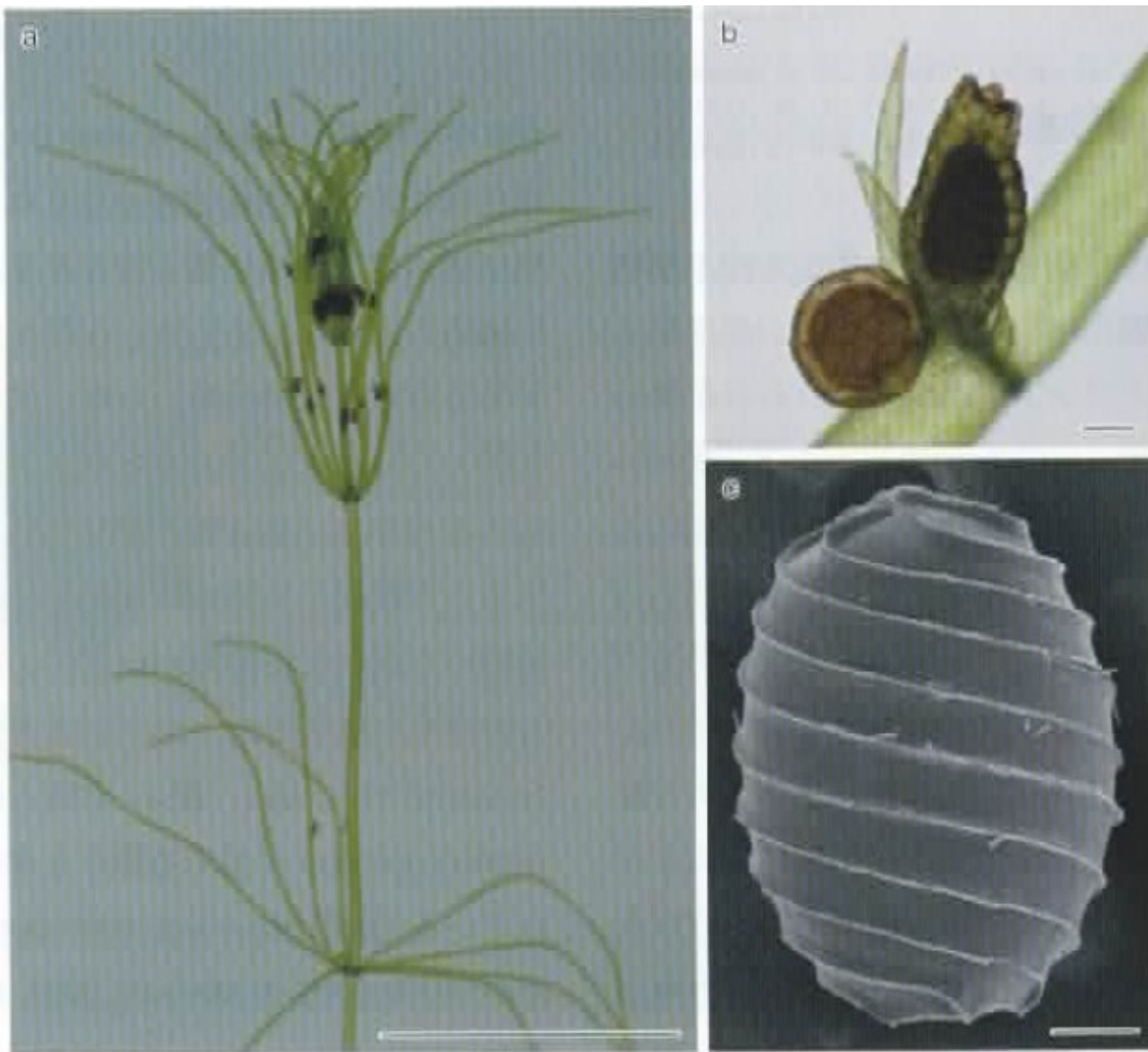


図2 シャジクモ類〔シャジクモ (*Chara braunii*)〕の形態

(a) 主軸に枝が放射状に輪生し、「車輪」のように見える葉状体の先端部。スケールバーは1 cm

(b) 輪生枝の途中に形成される生殖器官の拡大図。上が生卵器、下が造精器。生卵器内の卵細胞（受精後に接合子になる）は栄養細胞で保護されている。スケールバーは100 μm

(c) 卵胞子（接合子）の電子顕微鏡写真。乾燥に耐えられる厚い壁で覆われている。スケールバーは100 μm

RESEARCH ARTICLE

Open Access

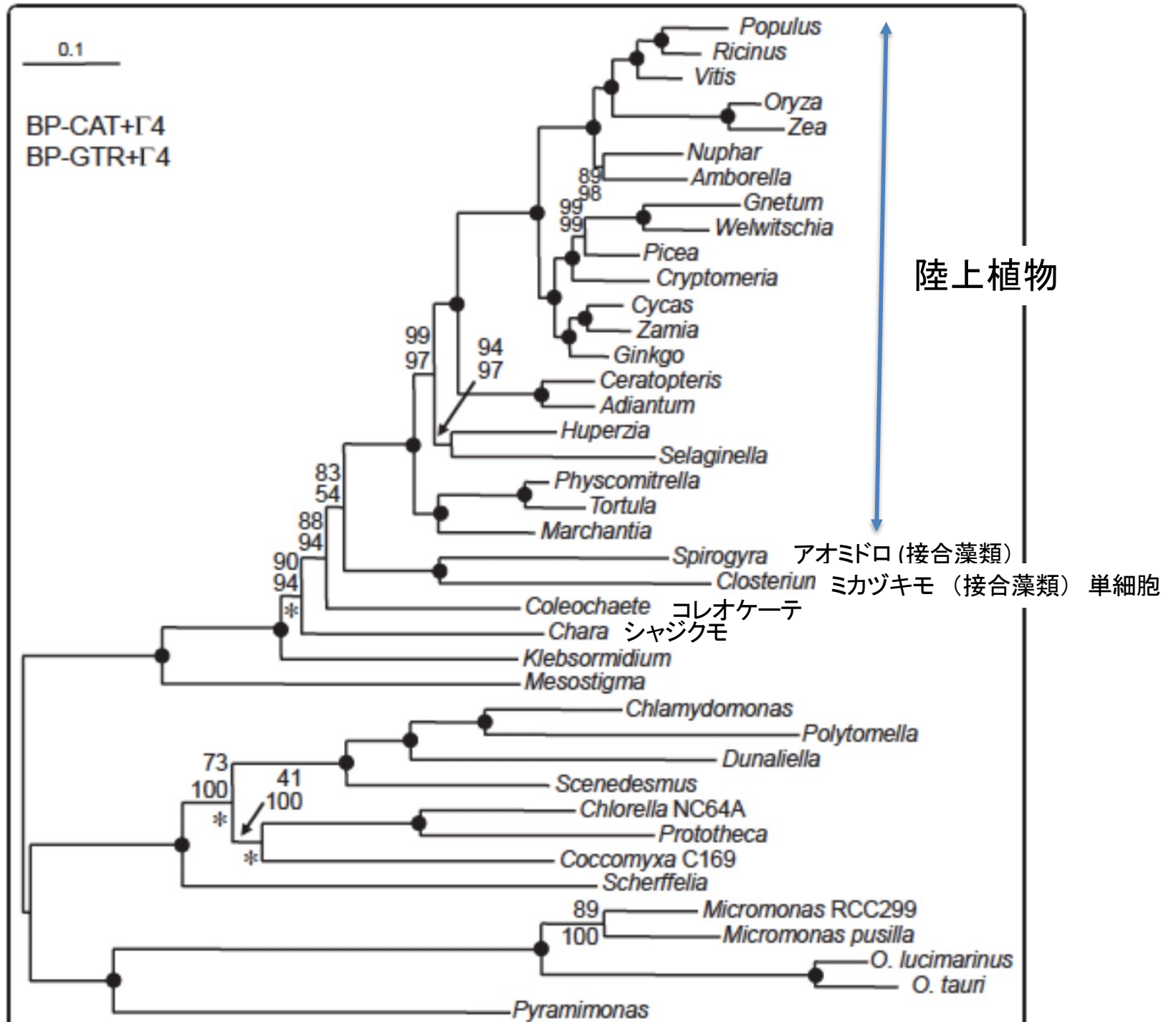
Origin of land plants: Do conjugating green algae hold the key?

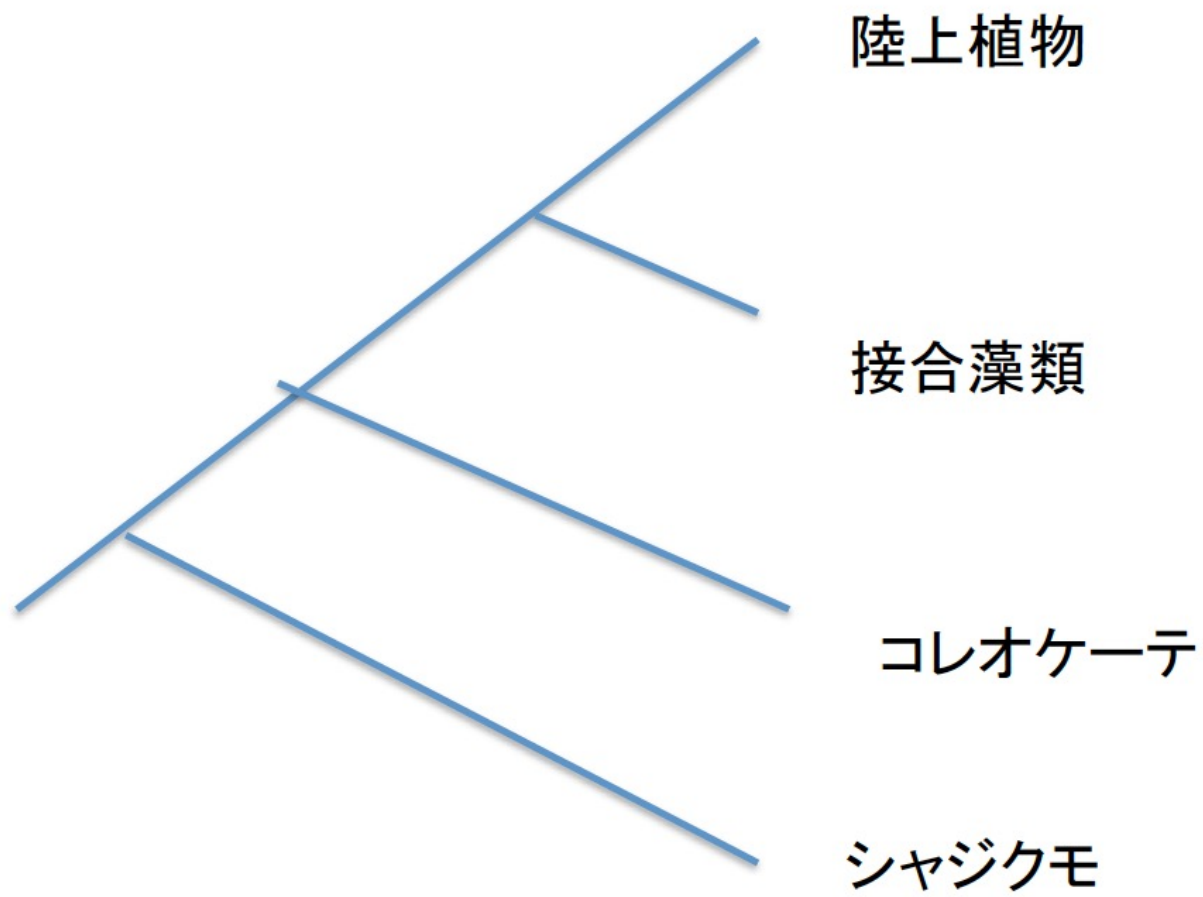
Sabina Wodniok^{1†}, Henner Brinkmann^{2†}, Gernot Glöckner³, Andrew J Heidel⁴, Hervé Philippe², Michael Melkonian¹ and Burkhard Becker^{1*}

Phylotranscriptomic analysis of the origin and early diversification of land plants

Norman J. Wickett^{a,b,1,2}, Siavash Mirarab^{c,1}, Nam Nguyen^c, Tandy Warnow^c, Eric Carpenter^d, Naim Matasci^{e,f}, Saravanaraj Ayyampalayam^g, Michael S. Barker^f, J. Gordon Burleigh^h, Matthew A. Gitzendanner^{h,i}, Brad R. Ruhfel^{h,j,k}, Eric Wafula^l, Joshua P. Der^l, Sean W. Graham^m, Sarah Mathewsⁿ, Michael Melkonian^o, Douglas E. Soltis^{h,i,k}, Pamela S. Soltis^{h,i,k}, Nicholas W. Miles^k, Carl J. Rothfels^{p,q}, Lisa Pokorny^{p,r}, A. Jonathan Shaw^p, Lisa DeGironimo^s, Dennis W. Stevenson^s, Barbara Surek^o, Juan Carlos Villarreal^t, Béatrice Roure^u, Hervé Philippe^{u,v}, Claude W. dePamphilis^l, Tao Chen^w, Michael K. Deyholos^d, Regina S. Baucom^x, Toni M. Kutchan^y, Megan M. Augustin^y, Jun Wang^z, Yong Zhang^y, Zhijian Tian^z, Zhixiang Yan^z, Xiaolei Wu^z, Xiao Sun^z, Gane Ka-Shu Wong^{d,z,aa,2}, and James Leebens-Mack^{g,2}

^aChicago Botanic Garden, Glencoe, IL 60022; ^bProgram in Biological Sciences, Northwestern University, Evanston, IL 60208; ^cDepartment of Computer Science





陸上植物の特徴

陸上植物の特徴 (1)

(1) 頂端分裂組織 (apical meristem)

植物細胞は細胞壁を持つため体内での細胞の移動はない
個体の成長は細胞が積み重なることによる

陸上植物

光合成のための資源や無機栄養が必要

光合成のため光と二酸化炭素：地上

水と無機栄養：土壌

陸上植物は、地上と地中の両方へ成長

細胞分裂を行う部位として、**頂端分裂組織**をもち、2方向に成長。根と葉をつける莖で構造的な特殊化が見られ（コケ植物を除く）、それぞれ**莖頂分裂組織**、**根端分裂組織**と呼ぶ。

陸上植物の特徴 (2)

(2) 世代交代

2つの異なる核相を持つ多細胞体 – 複相世代の孢子体と単相世代の配偶体 – が、互いに体を作り合うという生活環を持つ

姉妹群のシャジクモ藻類では、複相世代は単細胞性の接合子のみで、接合子は発芽期に減数分裂を行ってすぐに単相世代に戻る。

多細胞体の孢子体世代はシャジクモ藻類には見られず、陸上に進出した植物が新たに獲得した。

シャジクモの生活環

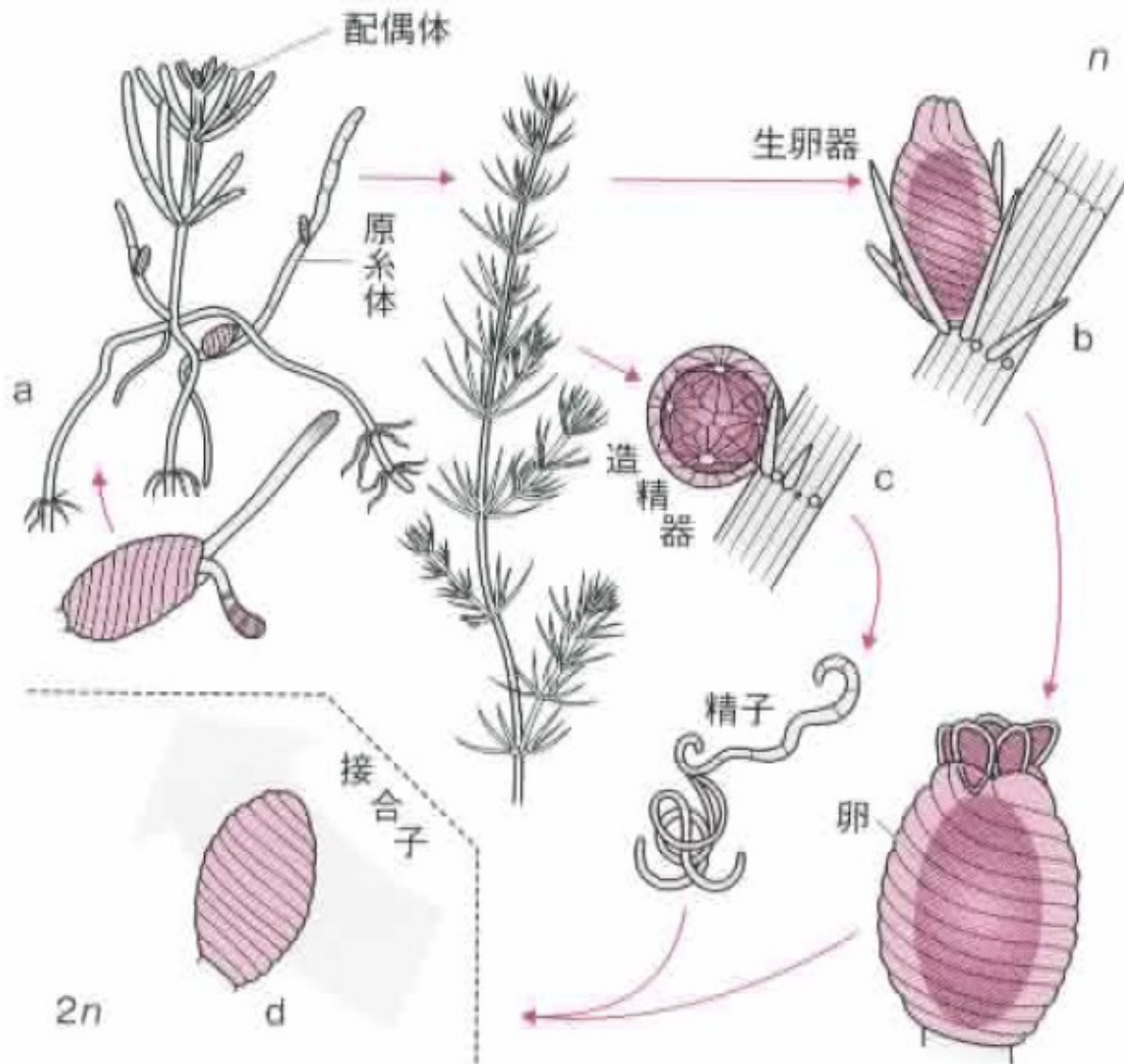


図 1.18 シャジクモの生活環
(今堀, 1966 より改変)

主軸: 水中で上に伸びる
側枝: 主軸の節から放射状に広がる
仮根(リゾイド): 泥の中に広がる

雌雄同株: 側枝の節に**造精器**
(多数の遊走子形成)と
生卵器(卵胞子を一つ含む)が
形成

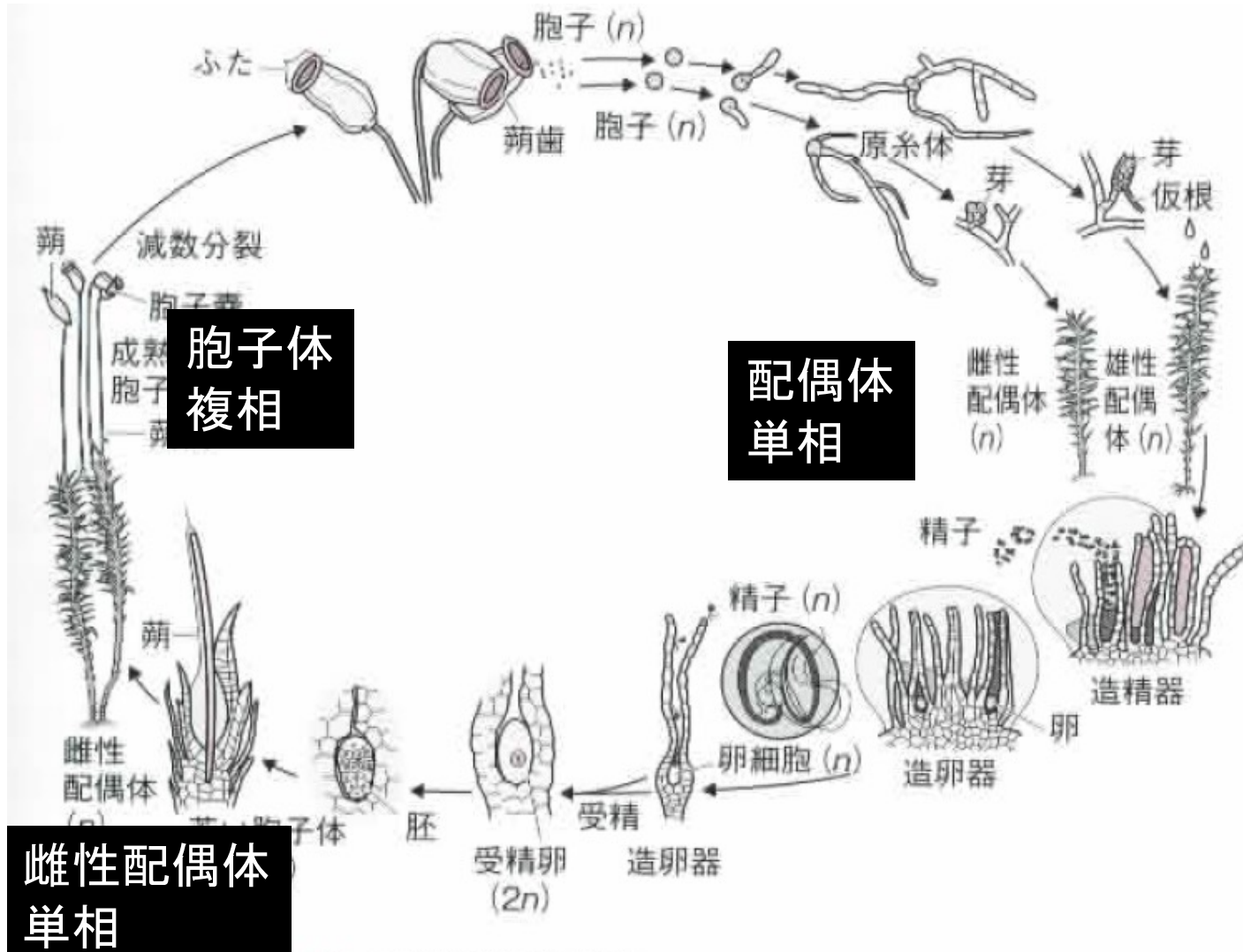
遊走子が卵胞子にたどりつくと
受精し接合し形成

接合子

シャジクモの唯一の複相世代
発芽時に減数分裂して**単相**
に戻る。

糸状に発達した先端から主軸
主軸からリゾイドが分裂
リゾイドから新たな種軸も形成

コケの生活環



生活の主体は配偶体
 孢子体は小型で養分は
 配偶体に依存

複相の孢子体から減数
 分裂で孢子が形成
 单相に戻る。

孢子は発芽して原糸体
 をのばして、配偶体
 を形成。

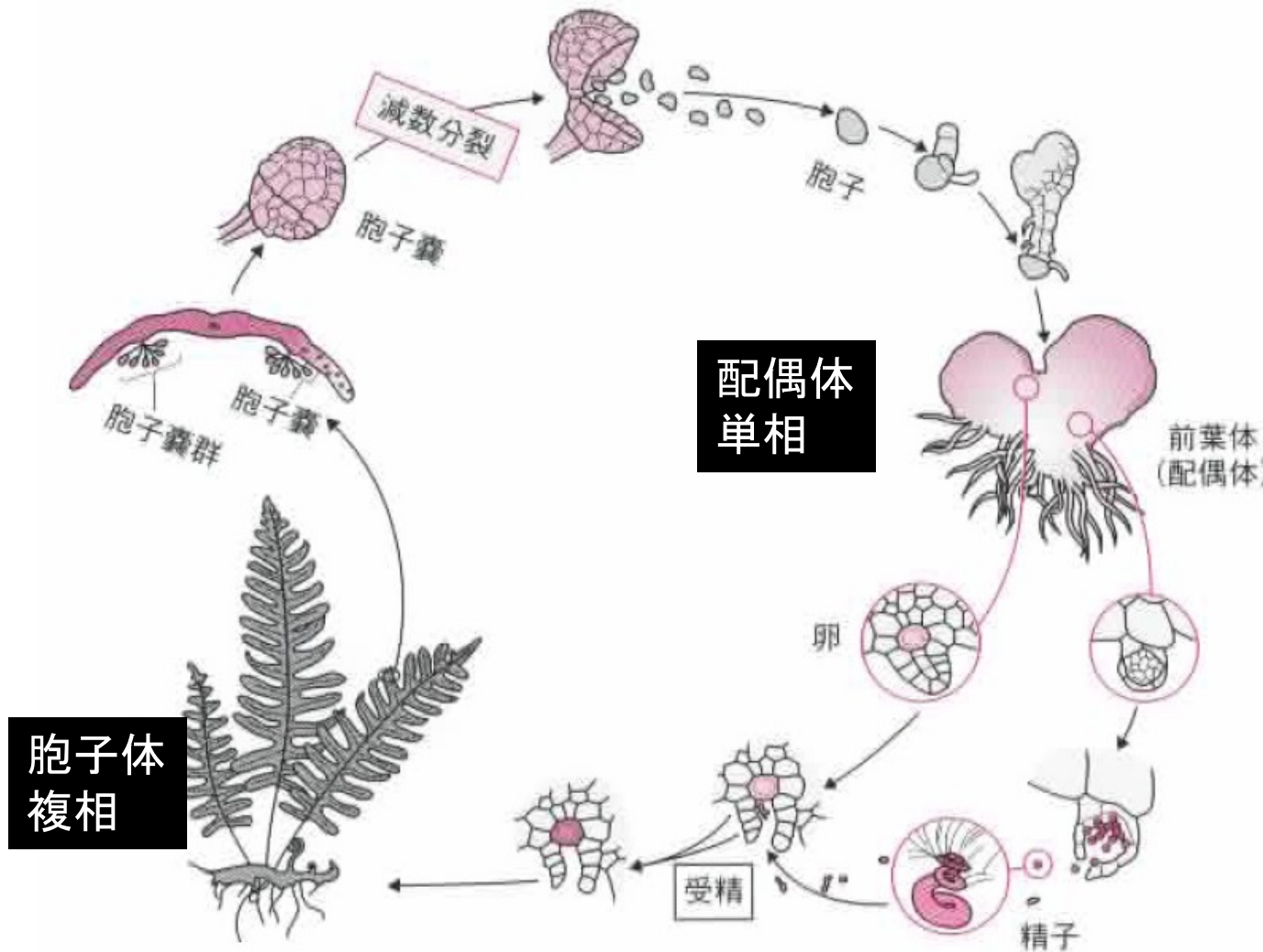
配偶体上の造精器(多
 数の精子)と造卵器
 (1個の卵)が形成

受精すると複相世代の
 受精卵となり、造卵器
 内で発生して、多細胞
 の孢子体を形成する。

図 2.13 コケ植物の生活環

コケ植物では生活史の主体は配偶体である、孢子体は
 配偶体上で発生し、栄養を配偶体に依存する。

シダの生活環



生活の主体は複相の
孢子体。
配偶体は孢子体より
小さいが独立した生活
を営む。

孢子囊中に形成された
孢子母細胞が減数分裂
し、4個の単相の孢子形成

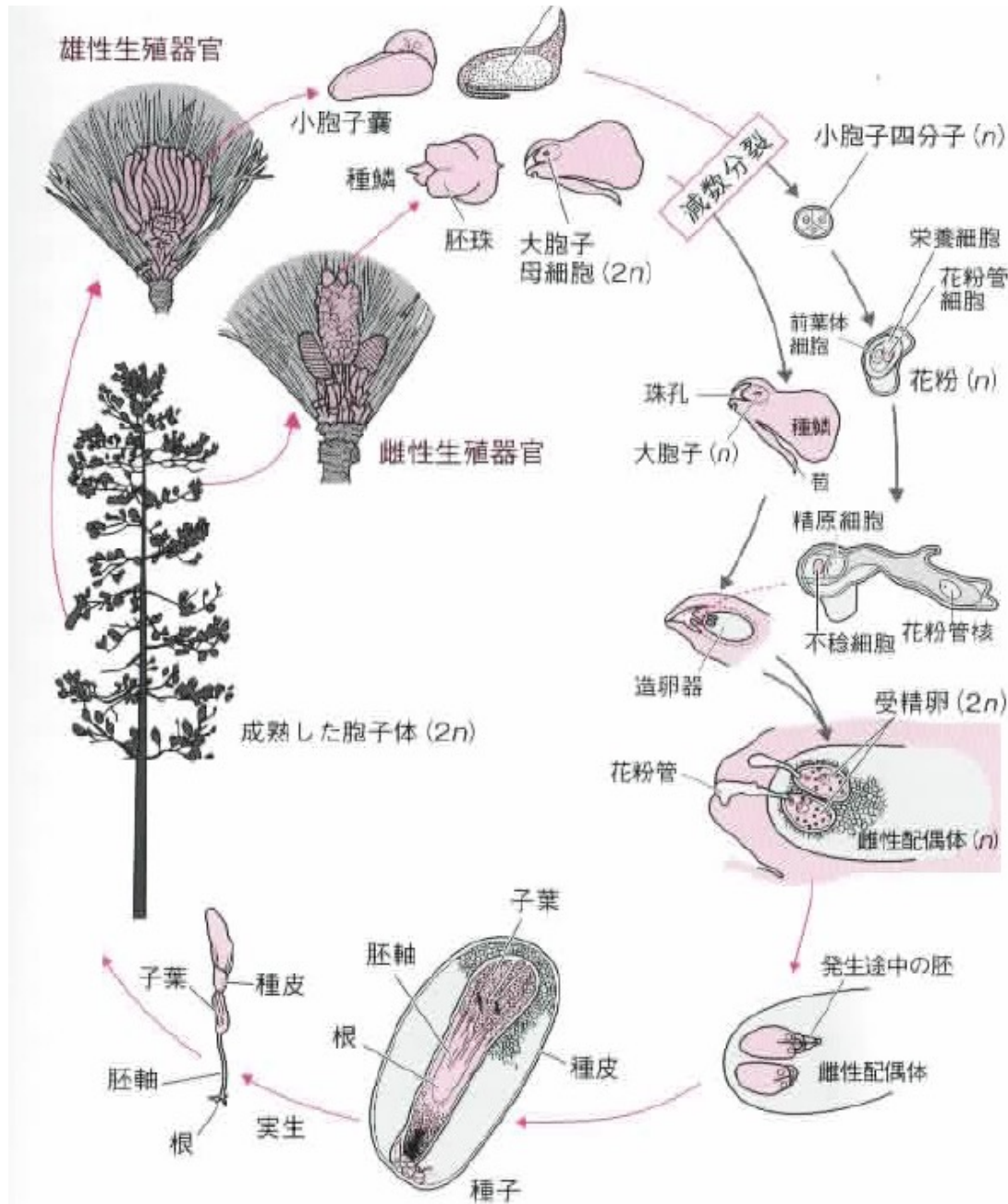
孢子は発芽して、造卵器
と造精器を持つ配偶体を
形成。

複相世代の受精卵は造卵
器内で発生し、孢子体を
形成する。

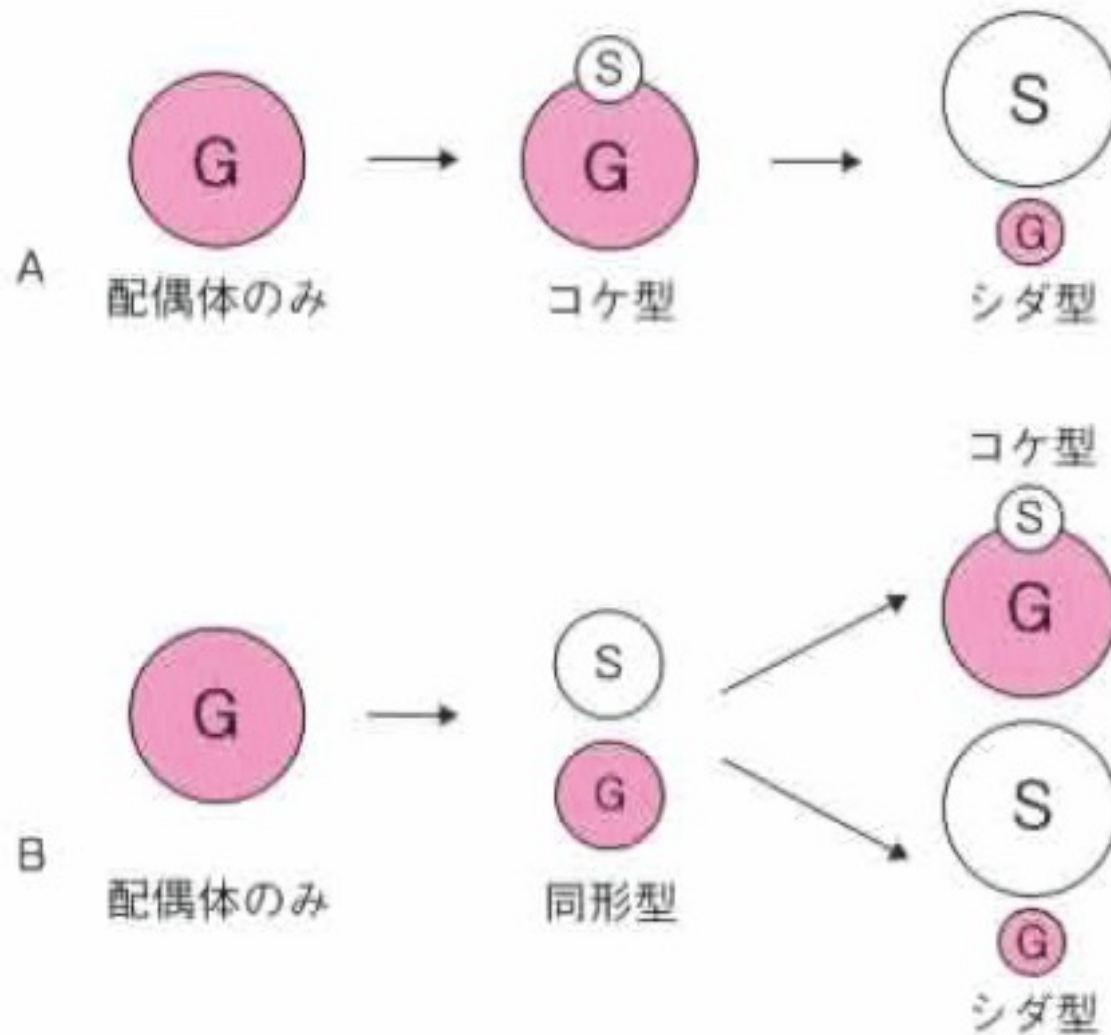
図 3.1 シダ植物の生活環

コケ植物では、孢子体と配偶体は独立生活をするが、
生活史の主体で大型になるのは孢子体である。

マツの生活環



複相の胞子体
が主体



Bは孢子体と配偶体が同形であるというだけでなく、それぞれが独立していることを示している。

どちらが正しいか不明だが、アグラオフィトンの存在は仮説Bを支持

図 3.2 陸上植物における孢子体の起源仮説

A：新たに作られた孢子体は小型で配偶体に寄生するコケ型であるという仮説。B：孢子体と配偶体は同形であったという仮説。現生の植物には同形型はないが、化石植物のアグラオフィトンなどに見られる。(図 2.12 を参照)

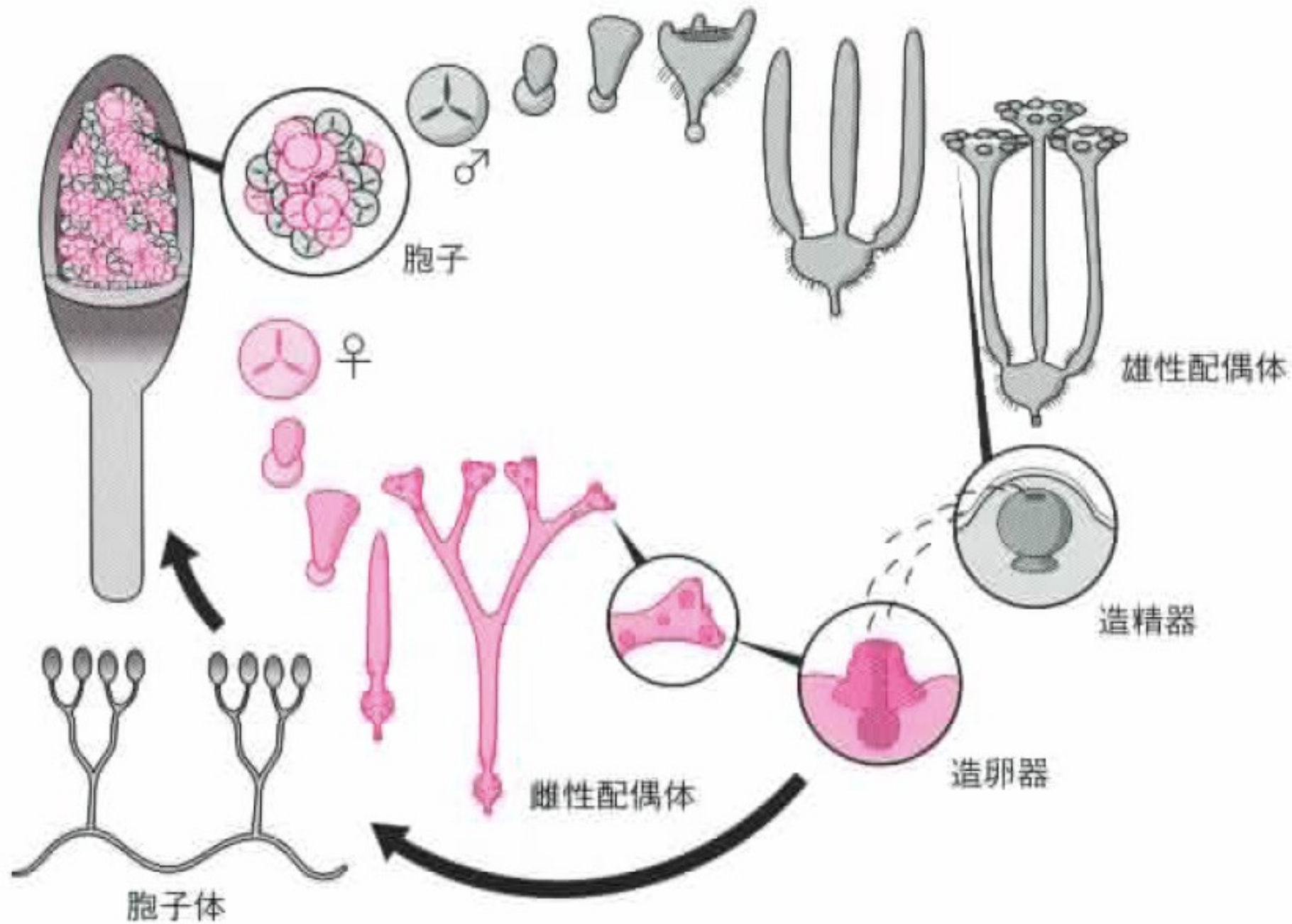


図 2.12 アグラオフィトン・マヨール/リオノフィトン・リニエンシスの生活環

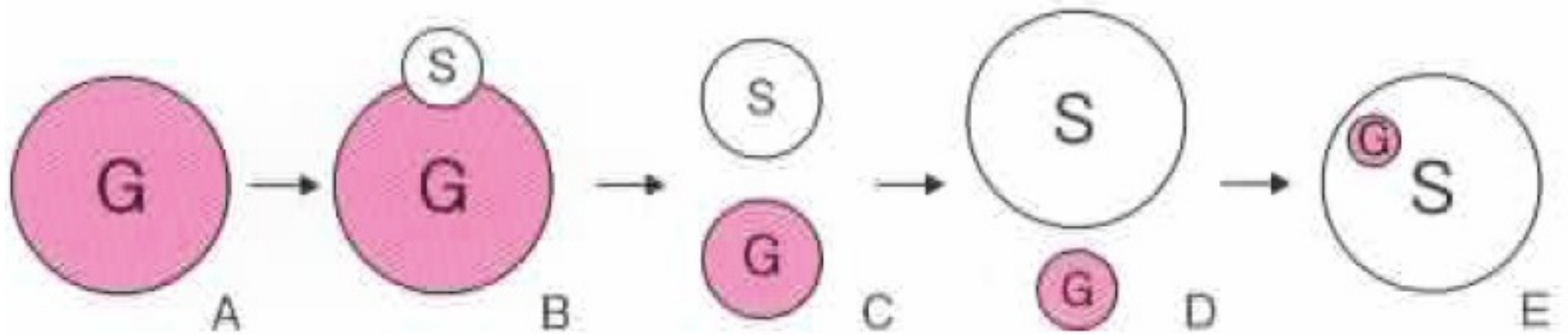


図 2.3 植物における世代交代の進化仮説

陸上植物では孢子体世代の獲得が起き、配偶体世代の小型化が進んでいる。G：配偶体，S：孢子体。A：シャジクモ藻類（配偶体世代のみ）、B：コケ植物（孢子体世代が配偶体世代に栄養従属）、C：アグラオフィトン（独立の配偶体世代と孢子体世代）、D：シダ植物（独立の配偶体世代と孢子体世代）、E：種子植物（配偶体世代が孢子体世代に栄養従属）

植物の世代交代は、その生活の主体が配偶体（単相世代）から孢子体（複相世代）に移り、さらに配偶体世代が小型化するという進化的傾向が見られる。

KNOX遺伝子の遺伝子重複 と陸上植物の世代交代の進化 1

転写因子 **KNOX** (knotted 1 like homeobox)

- トウモロコシの葉の形態異常変異体の原因遺伝子として単離植物で初めてのホメオボックス遺伝子として報告 (1991)
- 単細胞緑藻 クラミドモナス
1個のKNOX遺伝子を持つ
クラミドモナス 性別のある配偶子(プラス型とマイナス型)
KNOX遺伝子: マイナス型配偶子特異的に発現
プラス型配偶子と接合すると、プラス型配偶子特異的に発現している**BELL タンパク質**と複相特異的発生プログラムを制御

KNOX遺伝子の遺伝子重複 と陸上植物の世代交代の進化 2

陸上植物

遺伝子重複によってKNOX1遺伝子とKNOX2遺伝子に分化
それぞれでサブファミリーを形成

KNOX1

トウモロコシのknotted 1はこのサブファミリーに含まれる。
被子植物の茎頂分裂組織は生涯維持され、その周辺部
から繰り返し葉原基を分化することで、繰り返し構造の茎
葉を形成している。

KNOX1は、茎頂分裂組織で発現して、その未分化状態を
維持するのに関与。その周辺の葉原基予定領域では
ARP遺伝子やYABBY遺伝子によってKNOX1の発現が抑制
され、葉原基が分化する。

シュート 1

茎葉構造

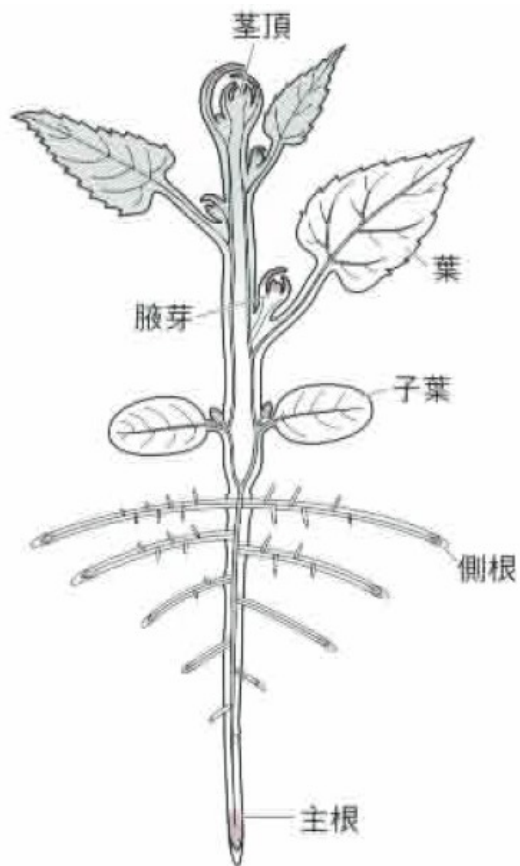


図 2.9 植物の基本構造
被子植物の主要器官を示す。
(Troll, 1935 より)



図 2.10 植物のモジュール構造
維管束植物の体制。茎と根の先端には分裂組織がある。(加藤, 1997 より [Lyndon, 1990 を改変])

シュート 2

茎葉構造

茎葉体

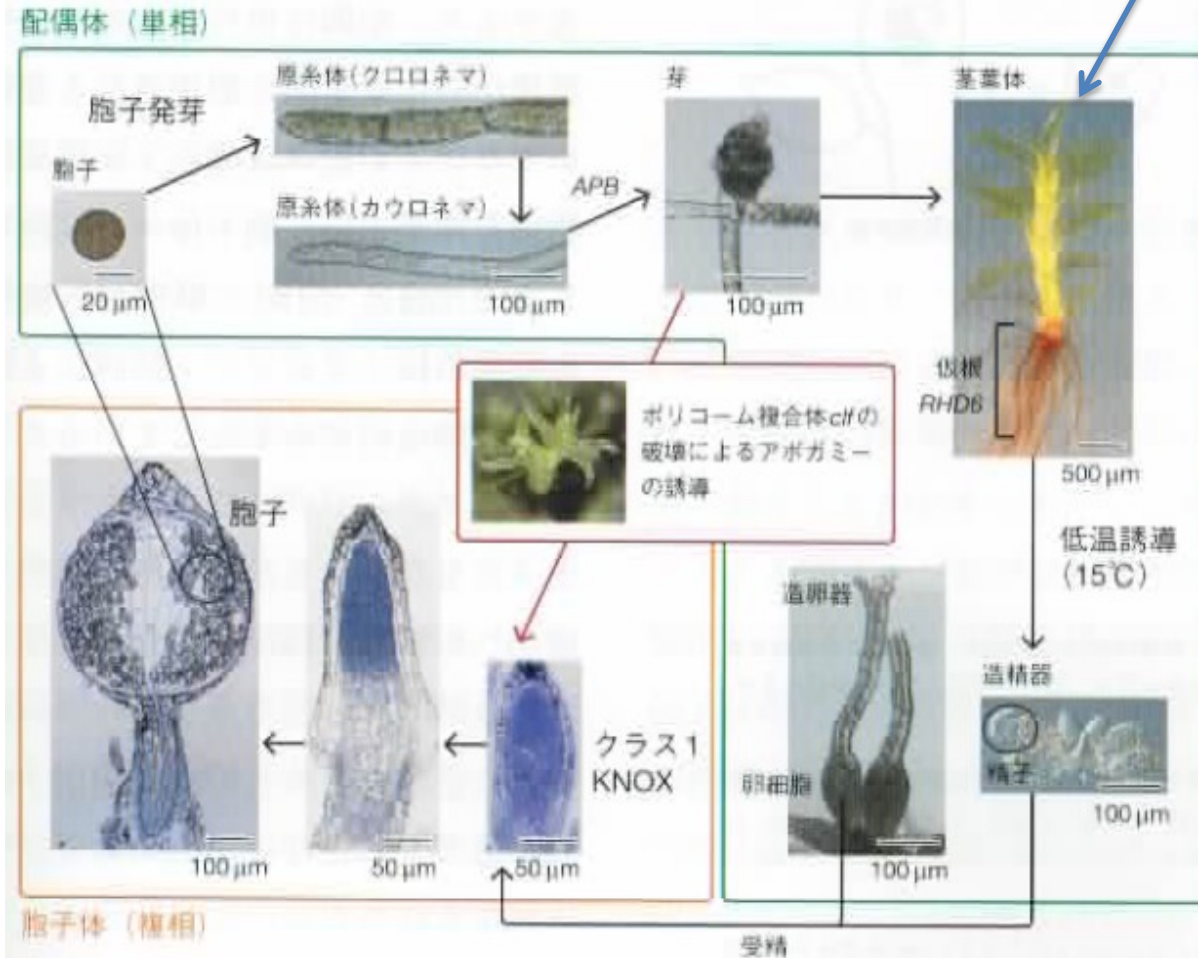


図2 ヒメツリガネゴケの生活環

コケ植物

KNOX遺伝子の遺伝子重複 と陸上植物の世代交代の進化 3

KNOX1

コケ植物の場合、孢子体は発生初期に分裂組織を形成するが、じきに消失して、1個の孢子嚢を分化して発生を終える。

コケ植物のヒカリツネゴケでは、KNOX1は分裂組織で発現するが、分裂組織の消失に伴いその発現も消失

コケ植物は、ARP遺伝子もYABBY遺伝子も持っておらずそれらの獲得によるKNOX1の複雑な制御が可能となったことで、被子植物孢子体の複雑化・巨大化が可能となった

陸上植物の特徴 (1)

(1) 頂端分裂組織 (apical meristem)

植物細胞は細胞壁を持つため体内での細胞の移動はない
個体の成長は細胞が積み重なることによる

陸上植物

光合成のための資源や無機栄養が必要

光合成のため光と二酸化炭素：地上

水と無機栄養：土壌

陸上植物は、地上と地中の両方へ成長

細胞分裂を行う部位として、**頂端分裂組織**をもち、2方向に成長。根と葉をつける茎で構造的な特殊化が見られ（コケ植物を除く）、それぞれ**茎頂分裂組織**、**根端分裂組織**と呼ぶ。



図 2.1 シダ植物と、被子植物の頂端茎頂分裂組織

シダ植物 (A), 被子植物 (B) の茎頂構造 (Esau, 1960 より改変)

茎頂分裂組織は、シダ植物と種子植物では大きく異なる。

シダ植物: 茎頂の先端に大型の頂端細胞があり、これの細胞分裂で新たな細胞が形成

種子植物: 頂端細胞は複数あり、また表皮細胞ではなく、その下層にある。

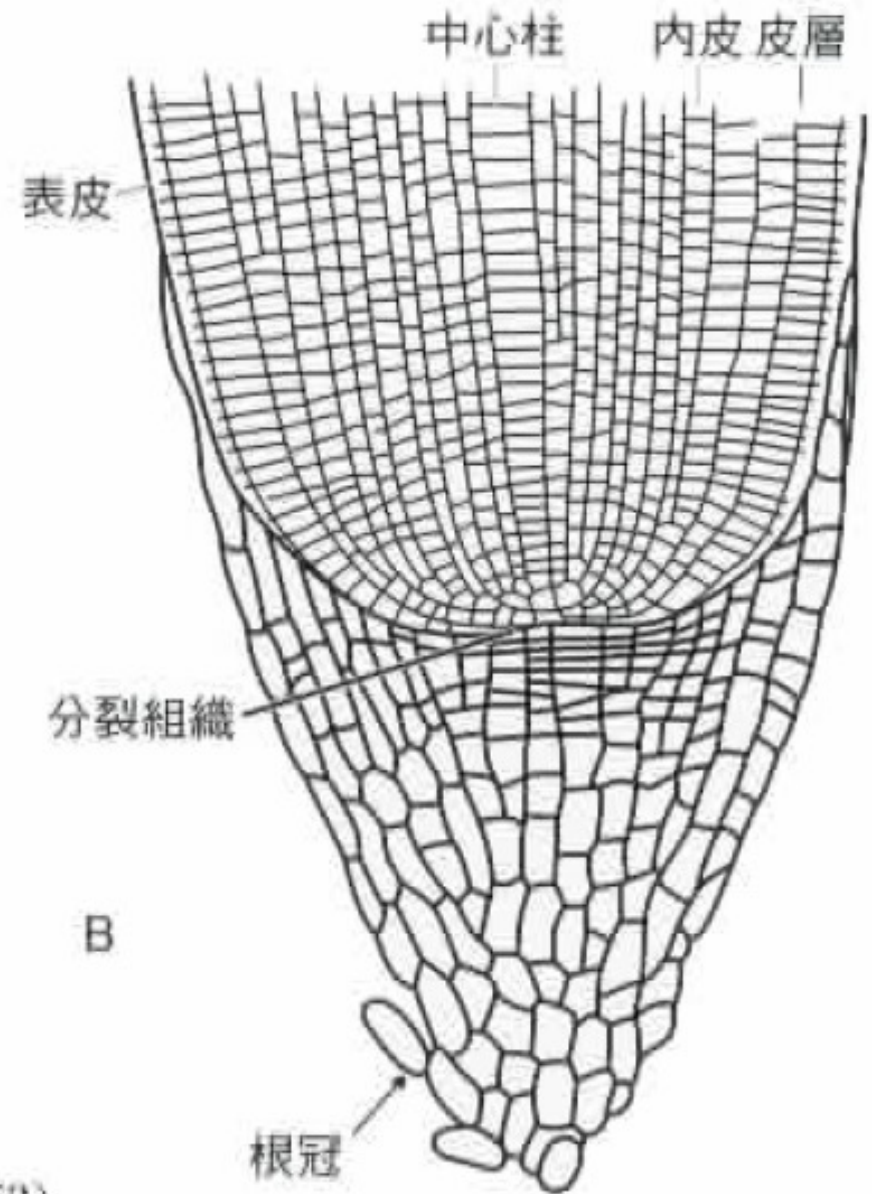
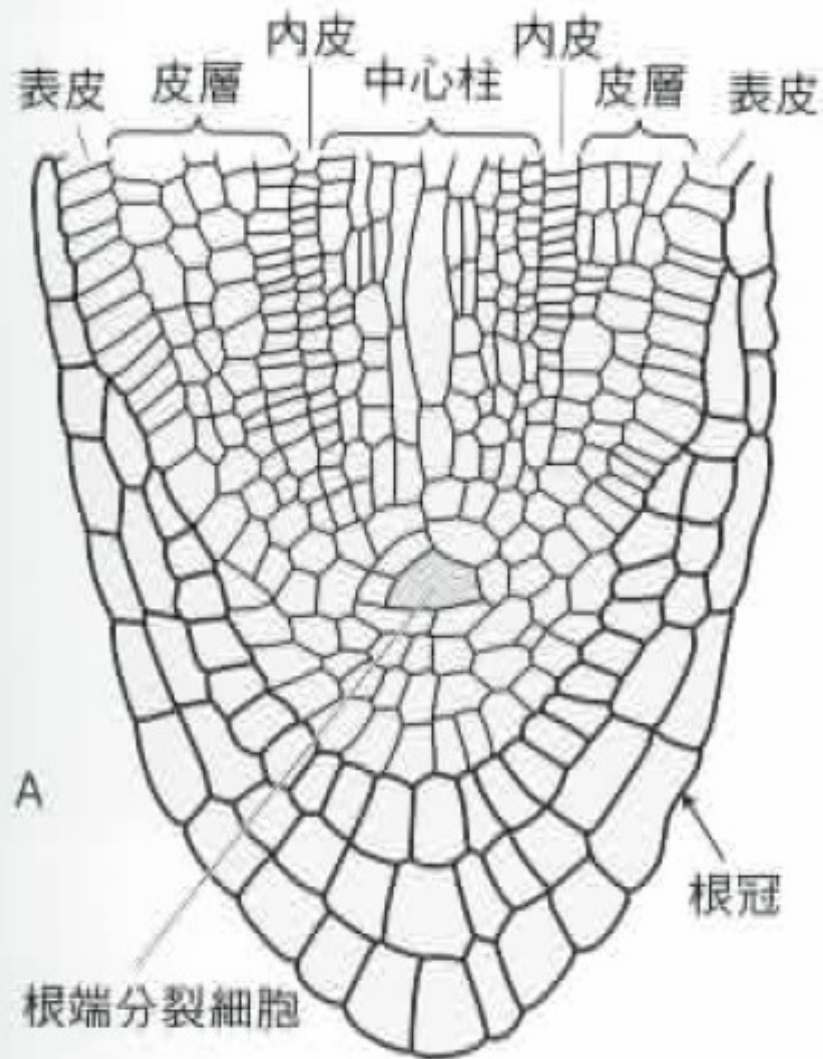


図 2.2 根の横断面

A: シダ植物, B: 被子植物 (Esau, 1953)

根の頂端分裂細胞は、根冠の内部にある。

シダ植物は頂端分裂細胞は一つだが、種子植物は複数の細胞が分裂する。

KNOX遺伝子の遺伝子重複 と陸上植物の世代交代の進化 5

KNOX2

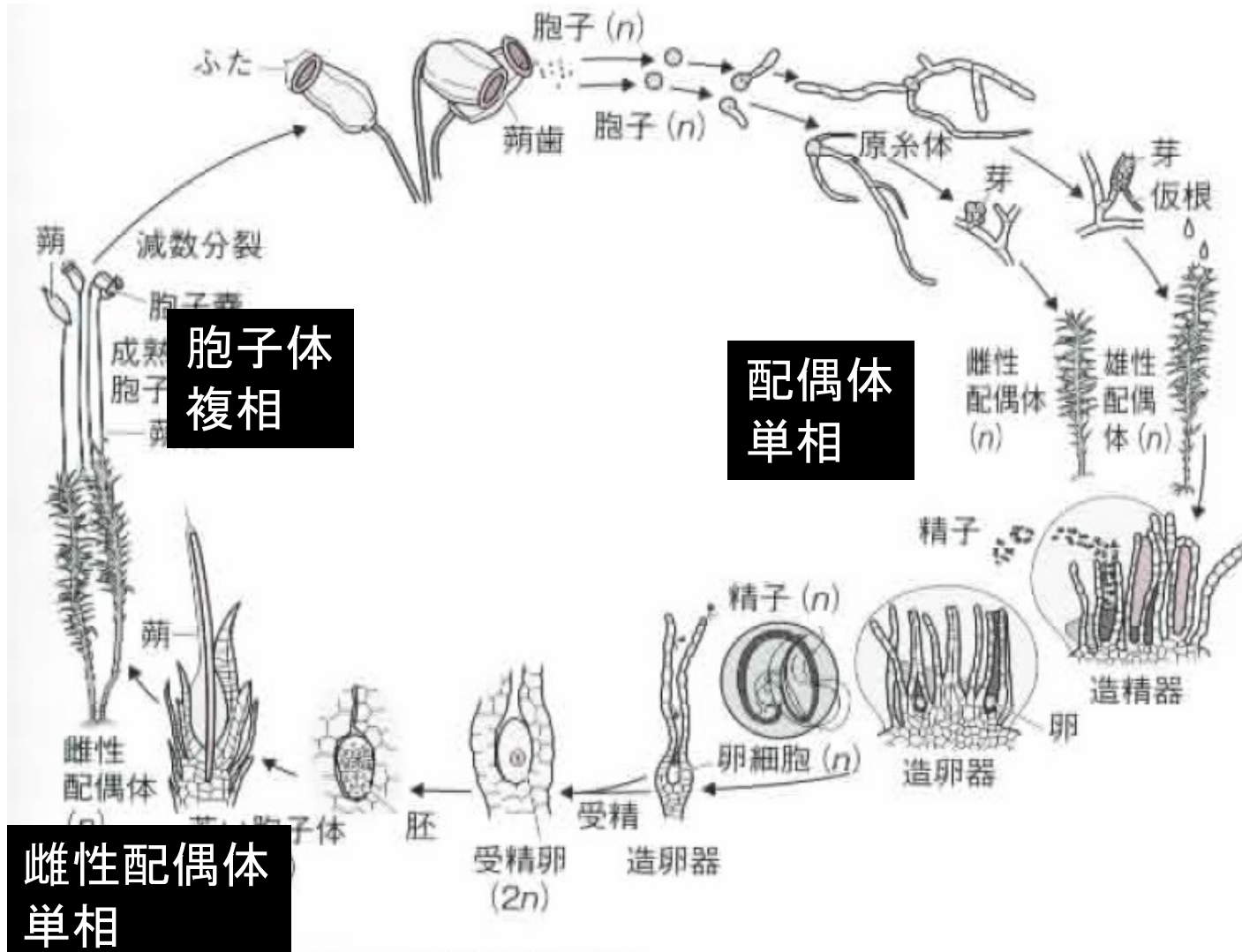
ヒカリツネゴケのKNOX2の機能欠損株

初期に孢子体(2n)形成が停止

配偶体様組織が形成され、培養すると複相であるにも関わらず、配偶体として成長し、配偶子である卵や精子を形成

通常は、ヒカリツネゴケの孢子体発生を通じて発現し、単相の発生プログラムを抑制している。

コケの生活環



生活の主体は配偶体
 孢子体は小型で養分は
 配偶体に依存

複相の孢子体から減数
 分裂で孢子が形成
 单相に戻る。

孢子は発芽して原糸体
 をのばして、配偶体
 を形成。

配偶体上の造精器(多
 数の精子)と造卵器
 (1個の卵)が形成

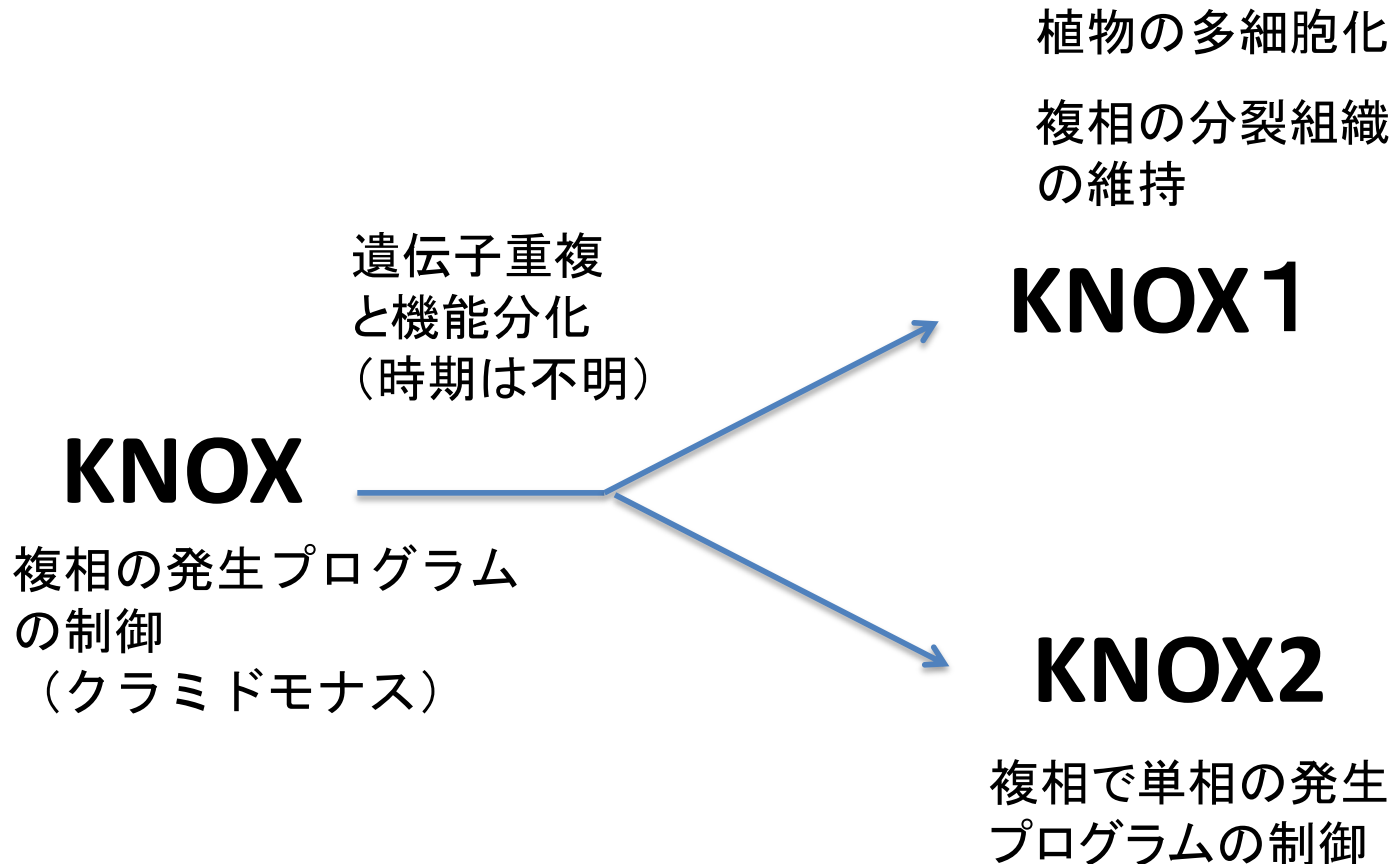
受精すると複相世代の
 受精卵となり、造卵器
 内で発生して、多細胞
 の孢子体を形成する。

図 2.13 コケ植物の生活環

コケ植物では生活史の主体は配偶体である、孢子体は
 配偶体上で発生し、栄養を配偶体に依存する。

KNOX遺伝子の遺伝子重複 と陸上植物の世代交代の進化 6

複相の巨大化・複雑化



その他世代交代に影響 を及ぼす遺伝子

- *FLORICAURA (FLO)/LEAFY (LFY)* 遺伝子

シロイヌナズナ: 花の形態形成に関わる

MADボックス遺伝子の発現を制御

ヒメツリガネゴケ: 受精卵の第一分裂に端を発する2倍体の細胞分裂全体を制御

- *ポリコーム群タンパク質をコードする遺伝子*

1倍体の発生プログラムから2倍体の発生プログラムを制御

榊原恵子 著

植物の世代交代 制御因子の発見

シリーズ・
遺伝子から探る
生物進化③

斎藤成也
塚谷裕一
高橋淑子
監修



私が植物の発生進化を志すようになった理由^{わけ}

私はつたない英語でABCモデルの提唱者の一人である
ボーマン博士に自分を売り込んだ。
「こんど、オーストラリアに研究室をもつと聞いたのですが、
新しい研究室にヒメツリガネゴケの研究者なんていませんか」
「How about me ?」(私なんかどうですか)」

慶應義塾大学出版会 定価(本体2,200円+税)

陸上植物の特徴 (3)

(3) 孢子

陸上植物で新たに生じた孢子体は、孢子を作る「孢子嚢」と呼ばれる多細胞生殖器官を持つ。

孢子嚢には、「孢子母細胞」と呼ばれる複相の胞原細胞があり、減数分裂を行って単相の孢子を作る。

この孢子が発芽し、多細胞の単相配偶体に育つ。

陸上植物の孢子壁は、「スποロポレニン (sporopollenin) 重合体」と呼ばれる丈夫な物質を含み、周囲の厳しい環境から孢子を守る。

種子植物は孢子を持たないが、孢子にあたる細胞は外気にさらされることはない。しかし、花粉の外壁も、スποロポレニン重合体を含み、孢子と同じ役割を果たしている。

スποロポレニン重合体はシャジクモ藻類の細胞壁にも見られる。

陸上植物の特徴 (4)

(4) クチクラと気孔

地上部は常に空気にさらされる
この環境への適応として、ほとんどの植物の表皮は
ポリエステルとロウの重合体からなる**クチクラ**で覆われている。

クチクラ層は、植物体表面からの水分の蒸発をふせぐが、
同時に外気との接触を妨げてしまう。



光合成のための二酸化炭素や、呼吸のための酸素を空気中
から取り込む必要がある。

気孔を形成。通気孔ではなく、**気孔細胞**の膨張・収縮により
開閉が可能 → 水分の喪失をおさえる。

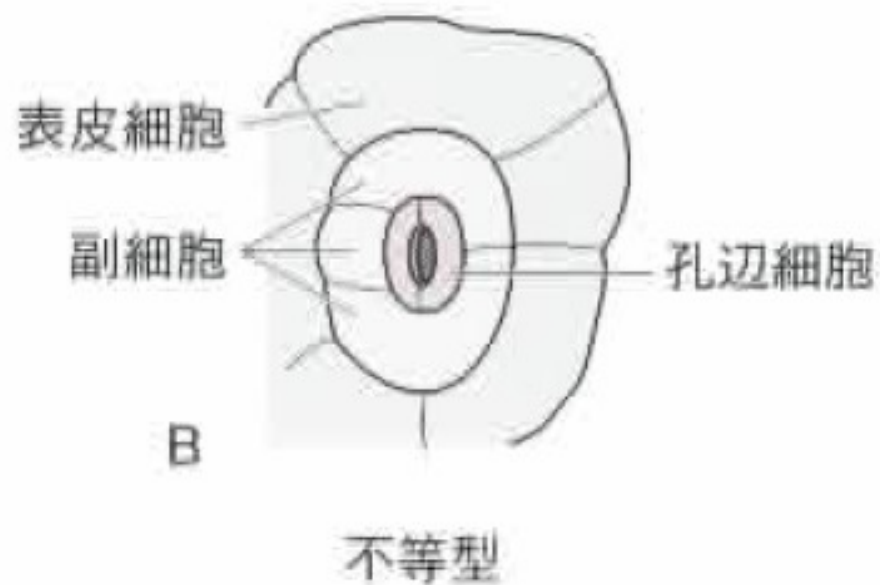
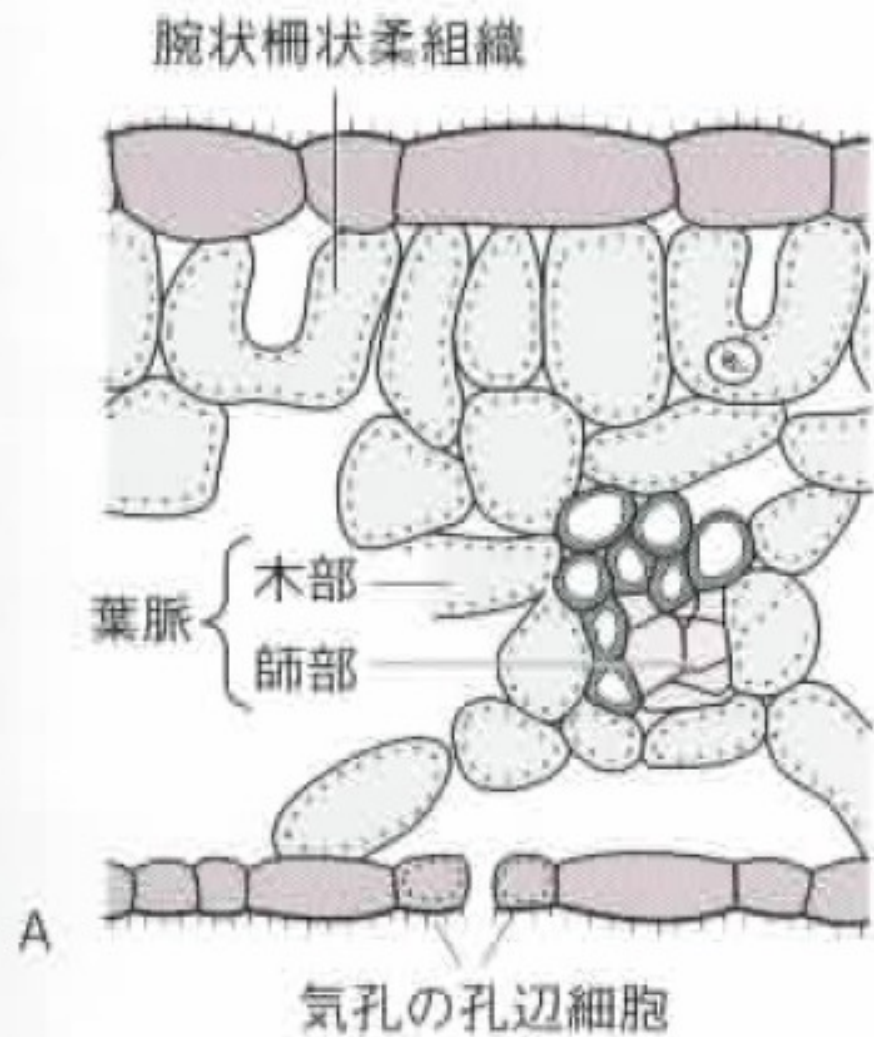


図 2.6 気孔の構造

A：葉の縦断面，B：気孔の拡大図

発表・掲載日：2013/05/24

植物の表面を覆うクチクラ形成に重要な制御遺伝子を発見

—植物を風雨、乾燥、紫外線、病害から守るクチクラの形成制御システムを解明—

ポイント

- クチクラ形成に必要な十分な制御遺伝子を発見
- 細胞の形づくりとクチクラ形成が連動して制御される仕組みを解明
- 植物性ワックスや植物表面の形状を改変した、病害、環境ストレスに強い作物や高い質感の花びらを持つ花きの開発に期待

概要

独立行政法人 産業技術総合研究所【理事長 中鉢 良治】（以下「産総研」という）[生物プロセス研究部門](#)【研究部門長 鎌形 洋一】植物機能制御研究グループ 大島 良美 産総研特別研究員、光田 展隆 主任研究員らは、独立行政法人 農業・食品産業技術総合研究機構【理事長 堀江 武】（以下「農研機構」という）花き研究所【研究所長 村上 ゆり子】と共同で、植物の表面を覆う[クチクラ](#)形成の鍵となる制御遺伝子を発見した。

クチクラは植物の表面に光沢を与えている脂質ポリマーで、最表面に形成されて植物を、風雨、乾燥、紫外線、病原菌などの外部環境から守っている。今回、このクチクラ形成を促す働きをもつ遺伝子[MYB106](#)、[MYB16](#)を発見した。また、これらの制御遺伝子が制御しているクチクラの形成は、組織の形成や細胞の伸長と連動していることがわかった。

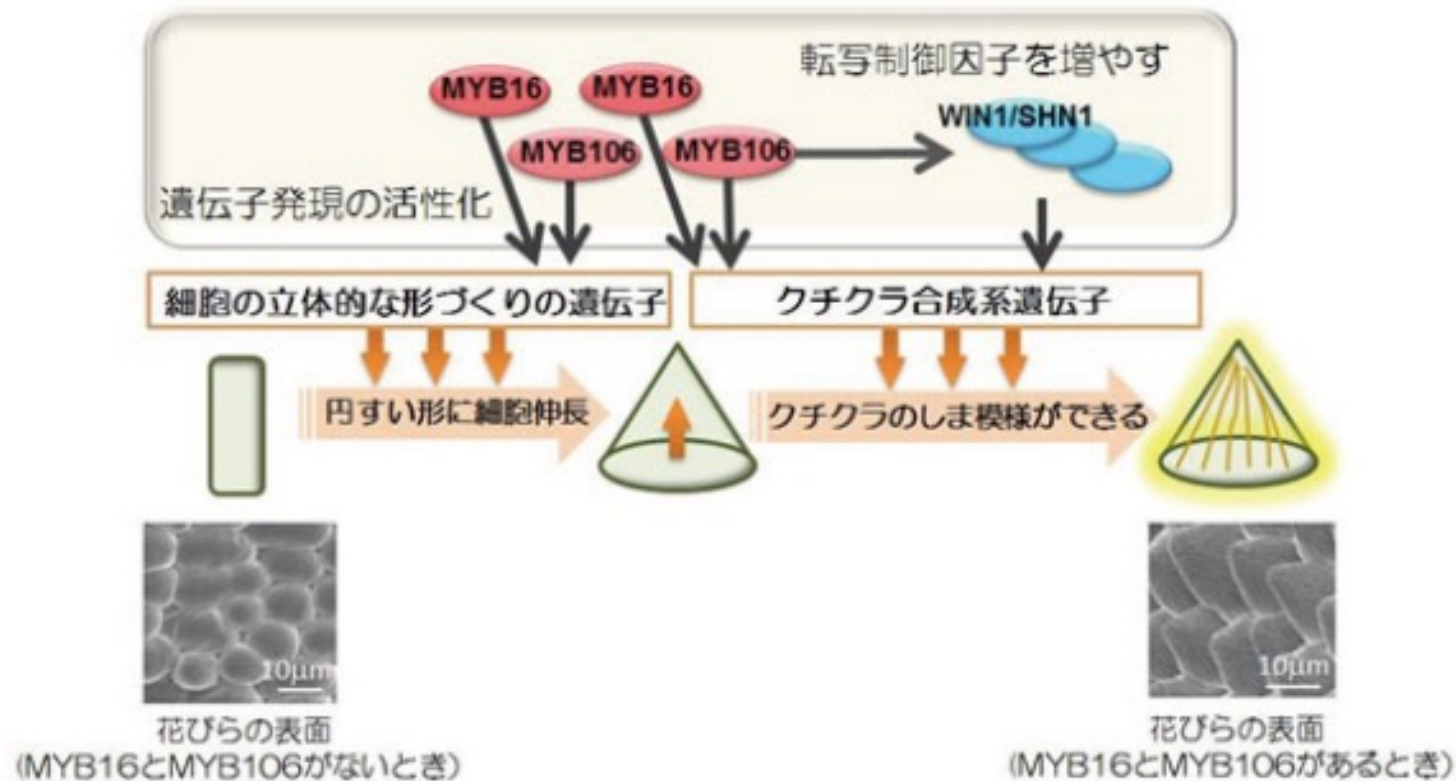
これらの遺伝子によって生産されるタンパク質は、複数の遺伝子の働きの調節に関わる[転写制御因子](#)である。転写制御因子を利用することで、多くの遺伝子の働きを一気に変えることができるため、クチクラが含む植物性の[ワックス](#)の改変、植物表面の形状の改変がより容易になり、ストレス耐性や病害抵抗性の付与、有用ワックス生産用作物の作出、花びらの質感が向上した花きの開発など、多方面への応用が期待される。

なお、この研究成果の詳細は、2013年5月24日（米国東部時間）に米国の科学誌「*The Plant Cell*」オンライン版に掲載される。

モデル植物であるシロイヌナズナから、クチクラの形成を促す転写制御因子 MYB106、MYB16を発見した。これらの転写制御因子は近縁タンパク質であり、いずれもクチクラのワックスやクチンの分泌を増やす因子であった。

二つの転写制御因子のうち、MYB106はクチクラワックスやクチンの分泌を増やすもう一つの既知の転写制御因子 (WIN1/SHN1) の合成を活性化し、これらが協調してクチクラの形成を促進していることがわかった。

MYB106とMYB16は植物の葉・茎・花の表面に形成される「毛」や花びらの円すい形の細胞などの立体的な形を決める働きをもつ転写制御因子 (MIXTA) の仲間であり、これら二つの転写制御因子の機能を阻害したり過剰に作らせたりすると、クチクラワックスの減少または増加だけでなく、表皮細胞の形態形成も不完全になることから、植物表面の細胞の形づくりと表面のクチクラ形成が連動して制御されていることが初めて示された。



ワシントン大など、植物気孔の数を制御するホルモン受容メカニズムを解明

TOT OFFICE [2012/01/18]

科学技術振興機構(JST)は、JST課題達成型基礎研究の一環として、米ワシントン大学 生物学部の鳥居啓子 教授(ハワードヒューズ医学研究所 正研究員 兼任)らが、異分野融合により新規に技術開発を行い、植物表皮において気孔の数を抑制する機構を分子レベルで明らかにしたと発表した。同研究は、ワシントン大学 生物学部のジンスク・リー博士研究員ら、および、同大 材料科学工学部のメフメット・サリカヤ教授、ジャンダン・タメルラー特任教授らと共同で行われたもの。研究成果は、2012年1月12日(米国東部時間)、米国科学誌「Genes & Development」のオンライン速報版に研究課題名「植物表皮組織における気孔パターン形成の動的ネットワーク」として掲載された。

植物の気孔は、大気中の二酸化炭素を効率よく取り込む通気口で、植物の光合成による物質生産や大気環境に大きな影響を与えている。

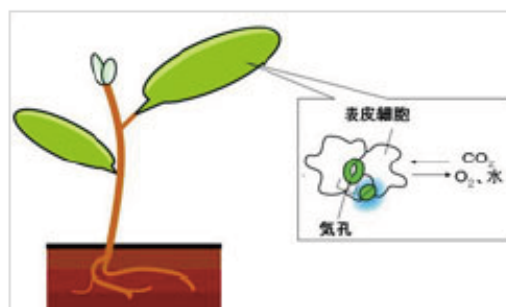


図1 気孔の役割。気孔は植物体の、特に葉の裏に多く存在する通気口。気孔を通して、光合成に必要な二酸化炭素(CO₂)の取り込み、光合成で生じた酸素(O₂)の放出、根から吸収した水分の蒸散が行われる。気孔口は、一对の孔辺細胞(緑)によって開閉が制御されており、植物の光合成や呼吸といった活動に影響を与える。正常な開閉には、気孔の形成段階において、その数が適切に制御され、葉の

気孔を形成する前駆体細胞は2種類のペプチドホルモンEPF1とEPF2を分泌

この因子が、隣接する表皮細胞で発現しているERECTAファミリー受容体型キナーゼ(ERECTA受容体、ERL1受容体)およびTMMと関連して、気孔の数と分布を調節

EPF2-ERECTA1、そしてEPF1-ERL1というリガンド(ホルモン)-受容体のペアが、気孔形成の開始と気孔前駆体細胞の分化という2つの重要なステップを制御

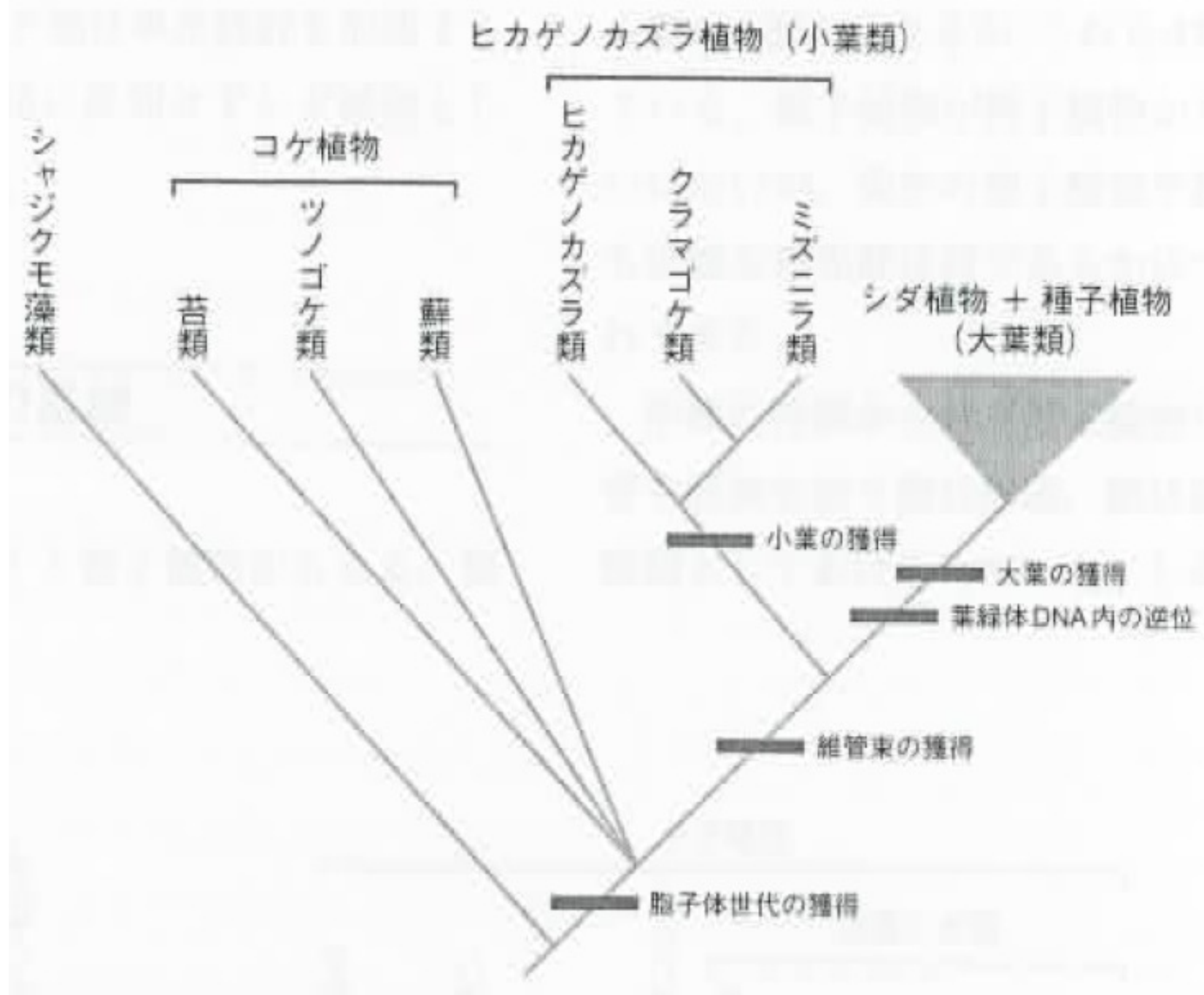
ERECTAファミリー受容体キナーゼは、植物内でホモ2量量体およびTMM受容体とのヘテロ2量量体を作る一方、TMM受容体はホモ2量量体を作らない

TMM受容体はEPF1ホルモンとの結合能力はないものの、EPF2ホルモンとは結合可能

一般にERECTAファミリー受容体型キナーゼやTMM受容体は、ホモ2量量体を形成することで活性化することから、ERECTAファミリー受容体型キナーゼがEPFホルモンの受容体であり、TMM受容体はシグナル受容と伝達を調節する役割を持つことが示唆された。

陸上植物の系統

陸上植物の系統 (1)



陸上植物の系統 (2)

陸上植物は、コケ植物の3群である**蘚類**、**苔類**、**ツノゴケ類**に**維管束植物**を加えた4群からなる。

コケ植物

形態や化学成分からの伝統的分類では、単系統とされる
場合が多い

形態的形質の分岐分類学的解析 (Mishler & Churchill, 1985)

蘚類が維管束植物と姉妹群をなす

苔類、ツノゴケ類は基部で分岐

分子分類

苔類が最初に分岐 (Qiu & Palmer 1999)

ツノゴケ類が最初に分岐 (Nishiyama et al. 2004)

-----→ 分岐順序がまだ明確ではないが、**コケ類は単系統
でない可能性が高い**

陸上植物の系統

コケ植物 (1)

コケ植物は、蘚類、苔類、ツノゴケ類の3群に分類

表 7.1 コケ植物 3 群の特徴

| | 蘚類 (蘚植物門) | 苔類 (苔植物門) | ツノゴケ類 (ツノゴケ植物門) |
|--------|-------------------|-----------------------|--------------------|
| 体制 | 茎葉体 | 茎葉体・葉状体 | 葉状体 |
| 帽 | 有 | 無 | 無 |
| 軸柱 | 有 | 無 | 有 |
| 蒴柄 | 堅く長命, 完成前に 伸びる | 柔らかく短命・胞子 放出直前に伸びる | 無 |
| 蒴の開口 | 蓋がとれるまたは縦裂 | 縦に 4 裂または 不規則に裂開 | 縦に 2 裂 |
| 胞子体の気孔 | 有 | 無 | 有 |
| 弾糸 | 無 | 有 | 有 |
| 葉緑体 | 多数 | 多数 | 1 ~ 数個 |
| ピレノイド | 無 | 無 | 有 |
| 油体 | 無 | 有 | 無 |

陸上植物の系統

コケ植物 (2)

苔類



ツノゴケ類



蘚類



コケ植物は維管束を持たず、孢子で増える。茎、葉、根は分化していないが、葉状体や茎葉体を持つものもある。

陸上植物の系統

コケ植物 (3)

ツノゴケ植物門
ツノゴケ綱

胞子体が角状の形状であることから命名、
楯に二つに避ける

葉状体は配偶体で、内部の空洞に、
ネンジュモなどのラン藻をしばしば共生
させており、葉緑体を1細胞に1個持つ
ものが多い。



陸上植物の系統

コケ植物 (4)

蘚植物門

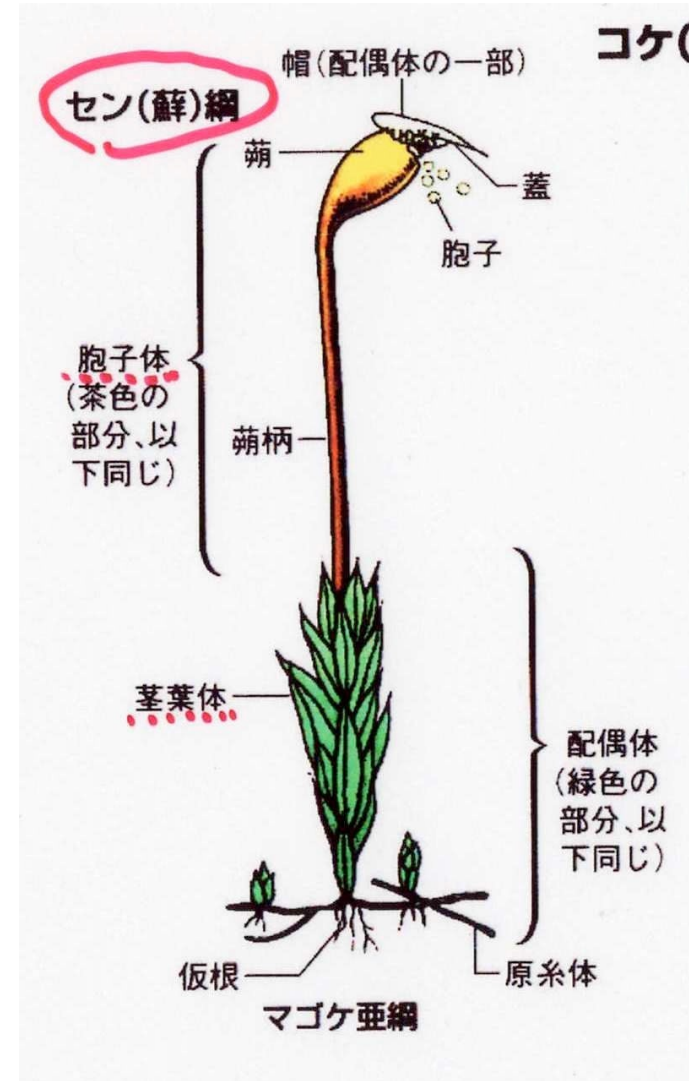
配偶体は茎葉体となる
葉は細長くとがる



スギゴケ



ミズゴケ
高緯度地方
の湿地の泥炭
のほとんどは
ミズゴケから
つくられる



よく見かける藓類

ギンゴケ



<http://www43.tok2.com/home/hatlee/9999/9966/9966.html>

ヒジキゴケ



<https://mikawanoyasou.org/koke/hijikigoke.htm>

陸上植物の系統

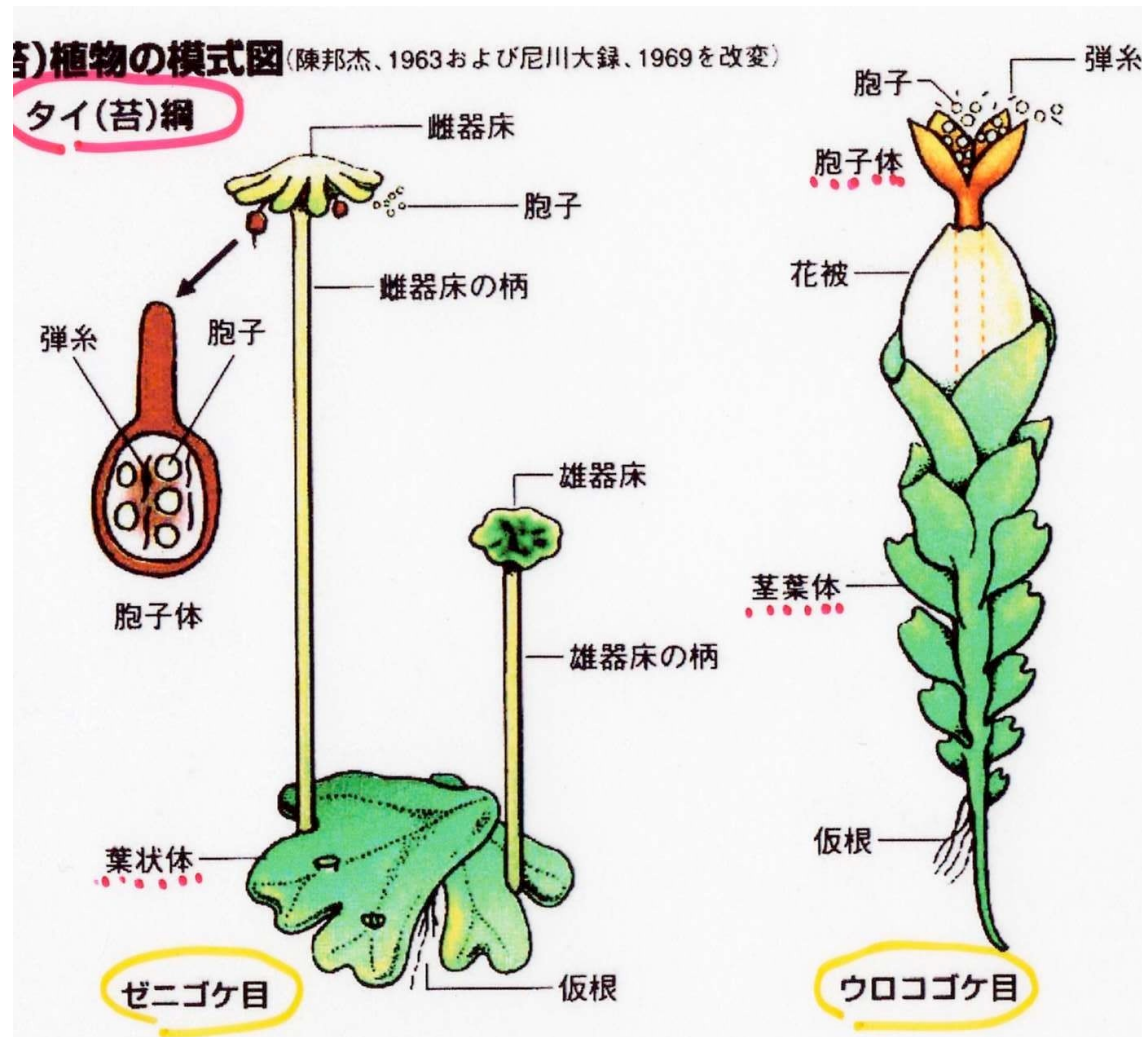
コケ植物 (5)

苔植物門

配偶体は葉状体と茎葉体がある。葉はとがらない。大きな裂片に分かれることが多い。



ゼニゴケ



陸上植物の系統

コケ植物 (6)

蘚類、苔類、ツノゴケ類と、維管束植物の関係
いくつかの解析があるが結果が一致していない
コケ植物は単系統ではない可能性が高いが、それも
含めてはっきりしていない。



<http://ja.wikipedia.org/wiki/コケ植物より>

蘚類 (Bryophyta)

苔類 (Marchantiophyta)

ツノゴケ類 (Anthocerotophyta)

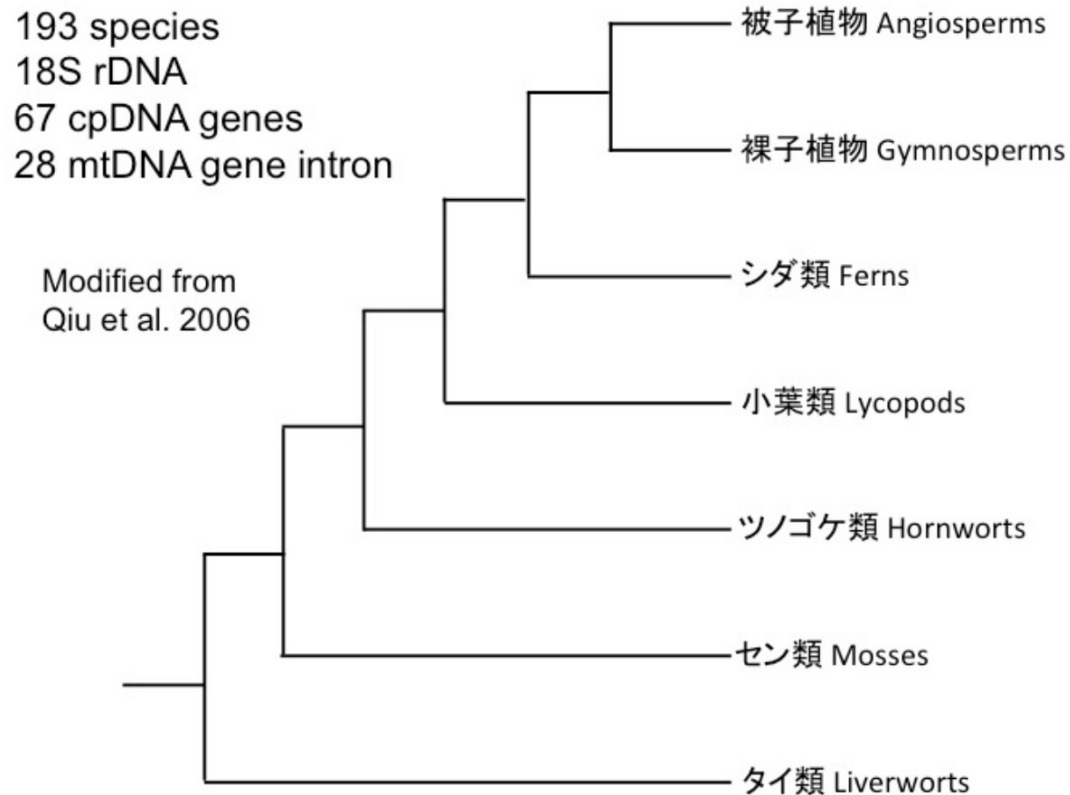
コケ植物以外の陸上植物 (維管束植物とほぼ同義、Polysporangiates)

植物発生進化学: 読む植物図鑑 Plant Development and Evolution

<http://www.nibb.ac.jp/plantdic/blog/?p=778> より

Phylogeny of land plants 陸上植物の系統

投稿日: 2015年9月18日 作成者: admin



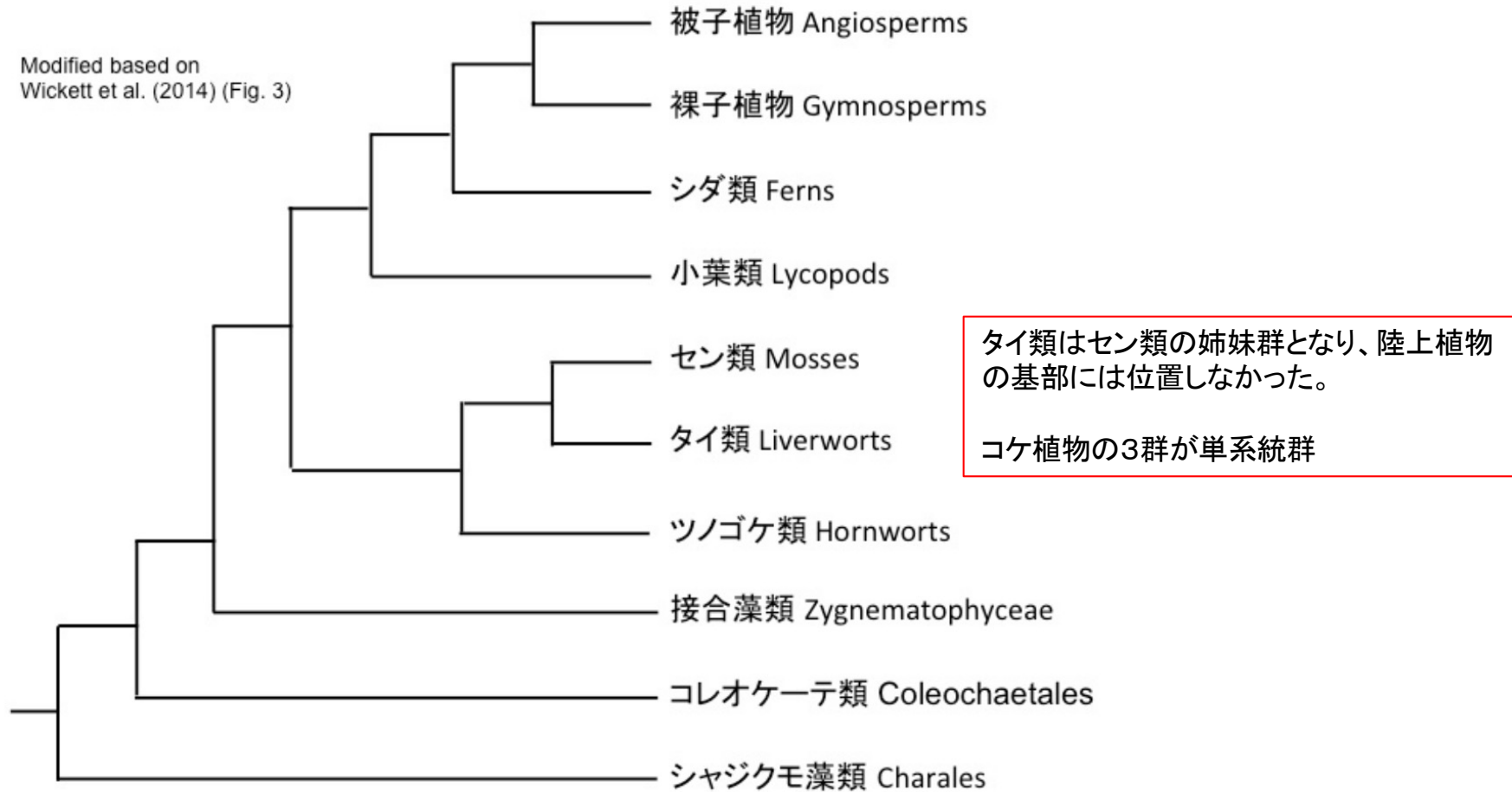
Qiu et al. (2006)

- (1) 緑藻、陸上植物あわせて193種について葉緑体ゲノムの6遺伝子、ミトコンドリアゲノムのLSU rDNA、核の18S rDNA、
- (2) 16分類群について28ミトコンドリア遺伝子におけるgroup IIイントロンの有無、(3) 36種について葉緑体ゲノム上の67遺伝子を用いて系統解析

コケ植物は側系統群でタイ類、セン類、ツノゴケ類の順に基部で分岐すると推定

植物発生進化学: 読む植物図鑑 Plant Development and Evolution

<http://www.nibb.ac.jp/plantdic/blog/?p=778> より



Cox et al. (2014)

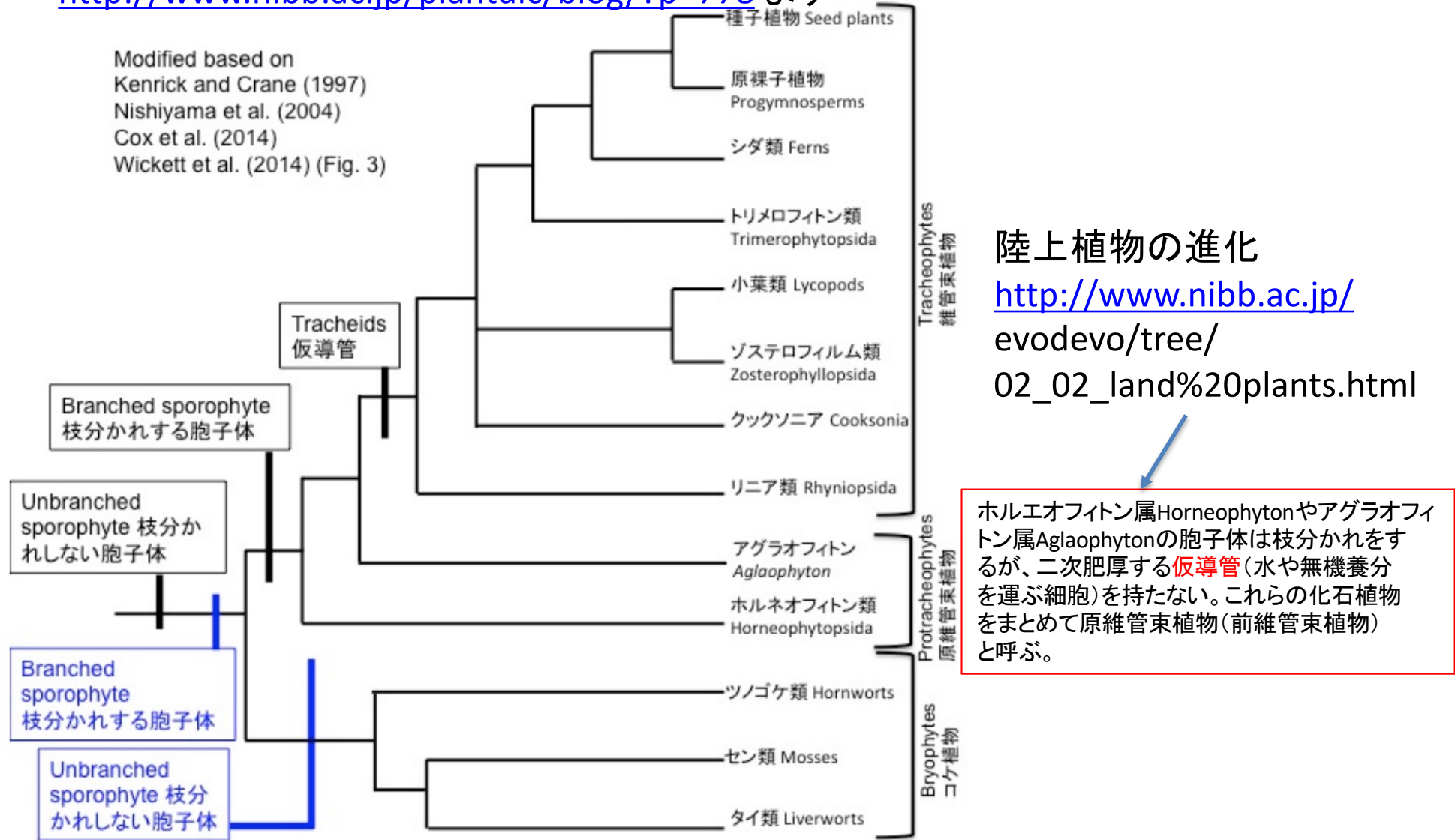
Que et al. (2006)が系統推定に用いたコドンの3番目の塩基の同義置換パターンに分類群により偏りがあり、系統関係が間違って推定されている可能性を指摘した。そして、コドンの1番目と二番目の塩基やアミノ酸配列を用いて系統推定

Wickett et al. (2014)

トランスクリプトームやゲノムデータを用いて、(1)647遺伝子をつなげた連結遺伝子(concatenated gene)による系統推定、(2)424遺伝子の遺伝子系統樹を個々に作製、比較して、もっとも確率の高いトポロジーを種系統樹として選ぶコアレッスンス解析

植物発生進化学: 読む植物図鑑 Plant Development and Evolution

<http://www.nibb.ac.jp/plantdic/blog/?p=778> より



タイ類が陸上植物の最基部で分枝し、現生コケ植物の3系統は側系統になると推定されてきたので(Qiu et al. 2006)、シルル紀からは**枝分かれた胞子体化石**しか産出されないにもかかわらず、陸上植物の共通祖先は現生コケ植物のように**分岐しない胞子体**を形成していたと広く考えられてきた(Shaw et al. 2011)。しかし、陸上植物の基部系統がタイ類でなく、現生コケ植物は単系統になる可能性が高いことがわかったので、陸上植物進化の初期段階の形態変化について再検討する必要がある。

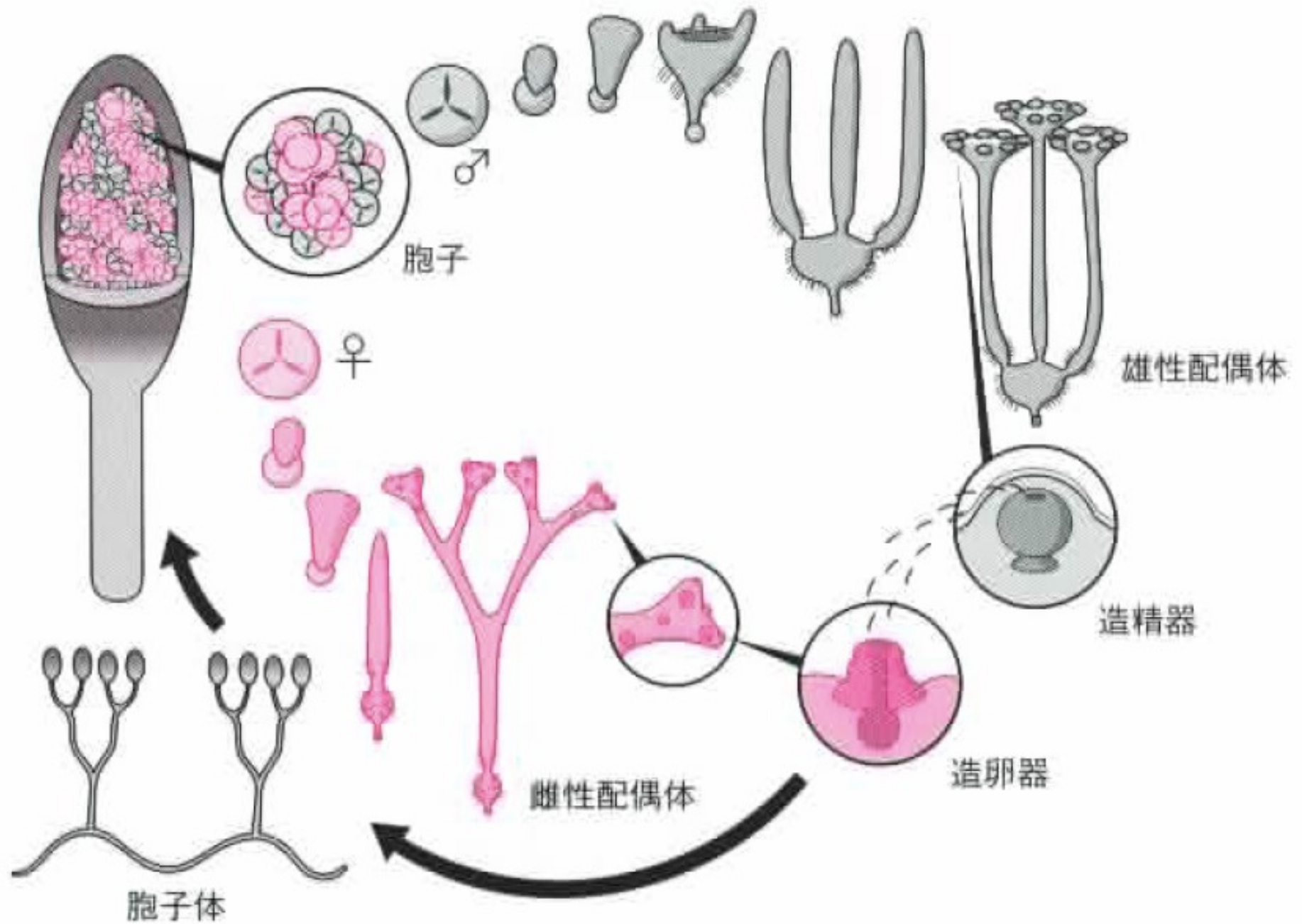


図 2.12 アグラオフィトン・マヨール／リオノフィトン・リニエンシスの生活環

陸上植物の進化

http://www.nibb.ac.jp/evodevo/tree/02_02_land%20plants.html より

コケ植物セン類ヒメツリガネゴケのゲノムを解読し(Rensing et al., 2007)、**PRC2**という遺伝子を働かなくすると、枝分かれした胞子体を形成するようになり、その形態が前維管束植物に似ている (Okano et al., 2009)。このことから、これまで分枝しないと考えられてきたコケ植物の胞子体も、1つの遺伝子の発現を変えるだけで分枝することがわかった。従って、現状では、

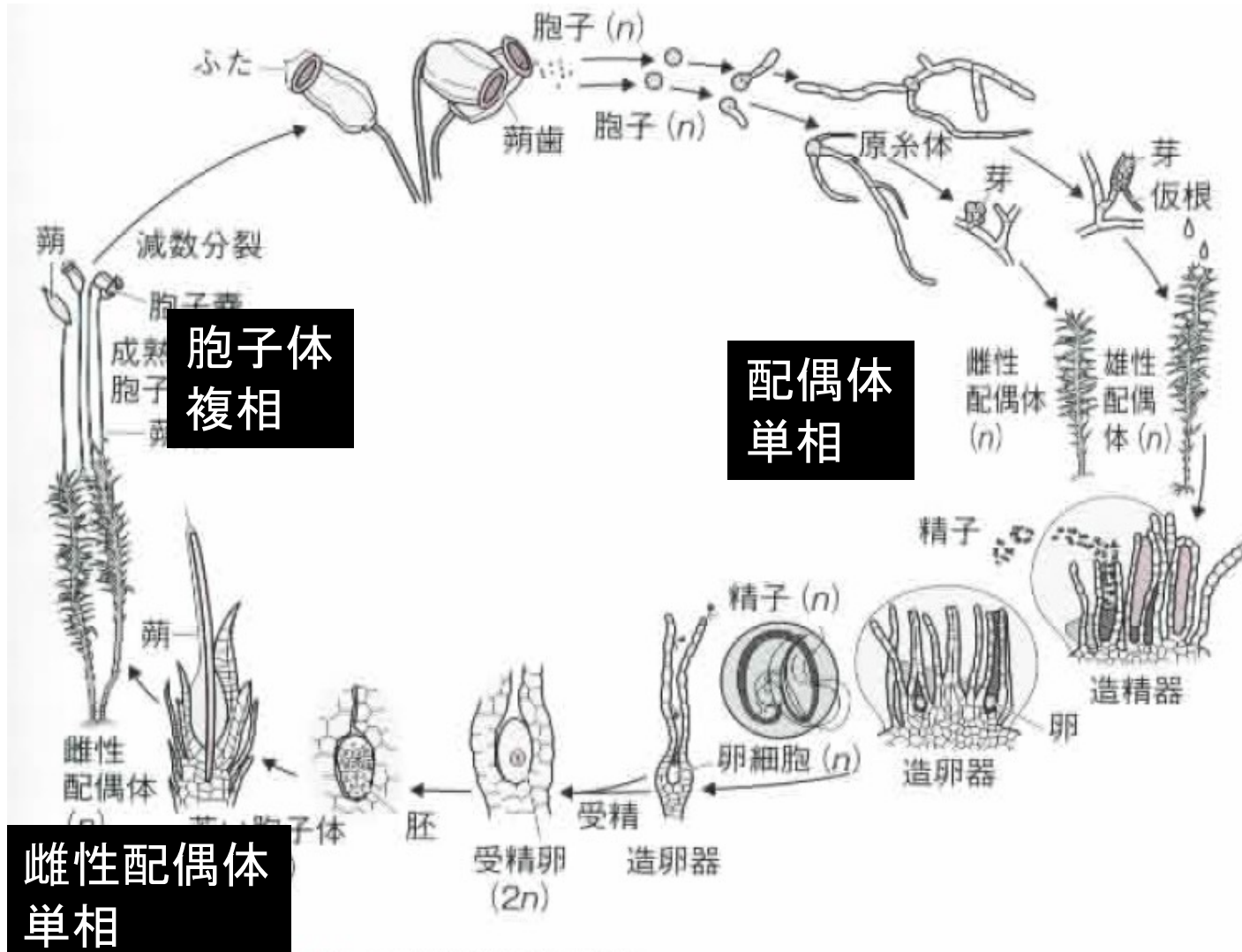
(1) 陸上植物の共通祖先はコケ植物のように枝分かれしない胞子体を持っていた、

という仮説と、

(2) 陸上植物の共通祖先は前維管束植物だった、という仮説は

どちらもありうる仮説であるが、化石がでる分、後者の可能性が高いと考えられている。

コケの生活環



生活の主体は配偶体
 孢子体は小型で養分は
 配偶体に依存

複相の孢子体から減数
 分裂で孢子が形成
 単相に戻る。

孢子は発芽して原糸体
 をのばして、配偶体
 を形成。

配偶体上の造精器(多
 数の精子)と造卵器
 (1個の卵)が形成

受精すると複相世代の
 受精卵となり、造卵器
 内で発生して、多細胞
 の孢子体を形成する。

図 2.13 コケ植物の生活環

コケ植物では生活史の主体は配偶体である、孢子体は
 配偶体上で発生し、栄養を配偶体に依存する。