

日本分類学会連合第6回シンポジウム

“生物の一生＝生活環”の多様性を比較しよう

## 講演要旨集

(日本生物教育学会第82回全国大会予稿集から抜粋)

会場:東京学芸大学

2007年1月8日(祝日)

シンポジウム 9:30-12:30

ワークショップ 13:30-16:30

共催:日本分類学会連合・日本生物教育学会

## プログラム

	<b>1月8日 午前</b>	
<b>日本分類学会連合・日本生物教育学会共催シンポジウム 9:30～12:30</b>		
<b>「“生物の一生=生活環”の多様性を比較しよう」</b>		<b>4階 S410室</b>
9:30	趣旨説明	原 慶明（日本分類学会連合代表）
9:35	生活環から見る生物の多様性	加藤雅啓（国立科学博物館・植物研究部）
9:50	菌類の生活環と菌類分類学の特徴	細矢 剛（国立科学博物館・植物研究部）
10:15	原生動物繊毛虫の生活環 -二核性に由来する特異な有性生殖過程-	見上一幸（宮城教育大学）
10:40	シダ植物の生活環とその特徴	○今市涼子（日本女子大学理学部）、海老原 淳（国立科学博物館・植物研究部）
11:05	ライブイメージングから解き明かす被子植物の重複受精	東山哲也（東京大学大学院理学系研究科）
11:30	コケ植物の生活環と特徴-その教育的価値を中心に-	佐藤崇之（広島大学大学院教育学研究科）
11:55	海藻における生活環の多様性と進化	神谷充伸（福井県立大学生物資源学部）
12:20	全体的な質疑応答	
	<b>1月8日 午後</b>	
<b>日本分類学会連合・日本生物教育学会共催ワークショップ 13:30～16:30</b>		
<b>「“生物の一生=生活環”の多様性を比較しよう」自然科学系研究棟2階生物第6実験室</b>		
13:30	ワークショップ解説者 細矢 剛（国立科学博物館、日本菌学会）、見上一幸（宮城教育大学、日本原生動物学会）、海老原 淳（国立科学博物館、日本シダ学会）、東山哲也（東京大学、日本植物分類学会）、佐藤崇之（広島大学、日本蘚苔類学会）、神谷充伸（福井県立大学、日本藻類学会）	

地球上に最初に誕生した生物は単細胞の原核生物であり、動物・植物にあるような生活環は存在しない。あるのは細胞周期のようなものである。単細胞の真核生物は原核生物に似てはいるが、有性生殖が起こるのでごく単純ながらも生活環はあるといえる。有性生殖によりつくられた接合子は減数分裂して元の半数体細胞に戻る。しかし生活環といえるようになったのはやはり真核生物が多細胞になってからである。なじみの深い多細胞動物では減数分裂してできた精子と卵細胞が受精して子孫が生まれるという風に、生活環は比較的単純である。動物の多細胞化は受精卵（2倍体）由来の多細胞化であり、進化的にもそのような道筋を辿ったといえる。それに対して、藻類、植物、菌類は動物よりも複雑な生活環を示す。接合子（受精卵）から全数体（2倍体）の多細胞個体に成長する、あるいは孢子から半数体（1倍体）の多細胞個体になることができる。生物群によって、全数体（2倍体）個体だけか、あるいは半数体（1倍体）個体だけの場合もあれば、1つの同じ種で両方の多細胞個体が存在して、生活環の中でそれらを繰り返すものもある。コケ以上の植物は最後の例であるが、藻類にはすべての生活環が知られており、菌類の生活環はもっと複雑な様相を呈する。動物の全数体の個体は有性世代であるのに比べて、藻類、植物、菌類では全数体の有性世代もあれば無性世代（無性的に繁殖する）もあり、さらに半数体の有性世代も無性世代もあるので、その組合せの結果、生活環はさらに複雑である。

植物を見る時、生活環で全数体の無性世代（孢子体）と半数体の有性世代（配偶体）が交互に繰り返される（世代交代する）ことを認識することはあまりない。しかし、すべての植物に共通する特徴である。進化的には、植物の祖先藻類（シャジクモの仲間）は半数体の配偶体世代だけであり、最初の植物（コケ）が出現した時に全数体の孢子体世代が新しく生活環に挿入されたのである。コケ植物では配偶体が大きく、小さい孢子体は配偶体に養分を依存している。次に進化したシダ植物では両世代とも独立して生活することができるが、孢子体の方がはるかに大型である。このような配偶体の退化、孢子体の大型化・複雑化の傾向は種子植物でさらに顕著になる。われわれが目にする顕花（被子）植物は雄しべ・雌しべがつくられるが実は無性世代である。しかし、性が孢子体にすでに現れている。有性世代は花粉管あるいは胚珠の中にとどまる胚嚢（配偶体）であり、著しく小型化し、かつ孢子体に依存しその内部で生きているので、外部に露出していない。陸上植物の進化の過程で、受精のために水を必要とする配偶体は乾燥から守られるようになった。生活環から見ると陸上植物は、最初は動物とはかけ離れていたが、最終的には動物に相似してきたといえる。

菌類はカビ・きのこ・酵母の仲間である。菌類は、暗い、じめじめしているなど、しばしばネガティブなイメージでとられることが多く、人間の生活にも深く関係した生物であるにも関わらず、地味で存在感がない。中学・高校教育でも扱われない傾向があり、社会的にも十分認知されているとはいえない。また、細菌類（バクテリア）と混同されるなど、誤解も多い。しかし、菌類は真核生物であり、原核生物である細菌類とは根本的に異なっている。その基本的な体制は「菌糸」という糸状の構造である。先端成長をする円筒形の菌糸は、先端から分泌した分解酵素によって植物遺体など分解の対象となるもの（基質と呼ぶ）を分解しながらキリのように進むことができる。そして分解産物を吸収する。この「基質を分解し吸収」する栄養摂取の方法が同じ従属栄養の動物と異なることに注目し、Whittaker は菌類を動物・植物とは異なる界として位置付けた（五界説）。

菌類の特徴の一つは孢子増殖が発達していることである。孢子には減数分裂を経て形成される有性孢子と、無性的に形成される孢子とがあり、有性・無性の二つの生活環をもつのが多いのが菌類の特徴となっている。また、どちらの孢子を主に散布体として利用するかは、分類群によって異なっていることが多い。その両方を利用する典型的な例として子囊菌類について説明しよう。

子囊菌類は、きのこに相当する「子囊果」の中に生じる「子囊」で減数分裂が行われ、通常8個の有性孢子（「子囊孢子」）を形成する。子囊孢子は発芽後、単相（n）の菌糸体を形成するが、その一部には、体細胞分裂によって形成される無性孢子である「分生子」（n）が形成される。分生子は発芽すると再び菌糸体を形成する（アナモルフ）。しかし、条件（異なる性との接触、環境要因など）が整うと、子囊果を形成し、交配を経て有性的な生活環を営む（テレオモルフ）。複相（2n）となるのは減数分裂の直前の核融合の時だけである。テレオモルフとアナモルフは、必ずしも同時に観察されるわけではないので、両者は別々な生物として認識され、別々な学名が与えられることがある。国際植物命名規約第59条は、このような多型的な生活環をもつ菌類について2つ以上の学名を与えることを保証する。単一の生物が複数の学名をもつことは菌類だけにみられるユニークな点である。従来、テレオモルフとアナモルフの対応関係は、アナモルフ同士の間掛け合わせによるテレオモルフの誘導や、単一有性孢子の分離によるアナモルフの誘導などの方法によって確かめるしか方法がなく、両者の対応関係を把握することは大変な困難を伴った。しかし、最近では、分子系統学的手法によって両者の同一性が確認されることが可能になってきた。そのため、二つ以上の学名を持つことの是非については賛否両論がある。

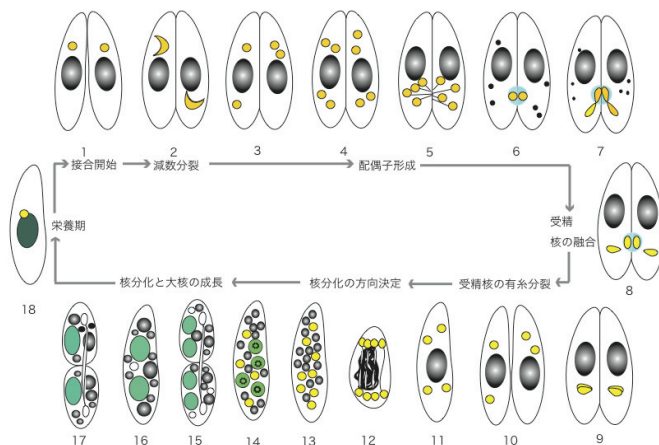


## 原生動物繊毛虫の生活環 –二核性に由来する特異な 有性生殖過程– および ワークショップ

見上一幸 (宮城教育大学 EEC)

【シンポジウム】単細胞の真核生物の中で、原生動物の生殖法はたいへん多様である。原生動物の細胞の構造は、単細胞生物というにはあまりにも複雑で、1細胞内に多細胞動物の器官に相当する細胞内小器官を持っている。また有性期の細胞の変化は鞭毛虫、有孔虫、繊毛虫など、それぞれ変化に富んでいる。中でも繊毛虫は、多細胞生物の生殖細胞と体細胞を思わせる“生殖核 (小核)”と“栄養核 (大核)”を細胞内に持っているため、有性生殖である接合の過程は極めて興味深い。新しい世代は接合によって始まり、細胞分裂によって増殖する。細胞分裂を重ねるごとに老化が起こり、多細胞動物と繊毛虫の一生を比較すると類似点も見えてくる。Sonneborn (1937) がヒメゾウリムシで接合型を発見して以来、接合を実験室で容易に誘導できるようになり、繊毛虫の接合は受精の一つのモデルとして研究されてきた。

ゾウリムシやヒメゾウリムシの場合には、性は二つであるが、繊毛虫全体となると性は必ずしも二つではない。たとえば *Euprotos octocarinatus* の場合は、10種類の性を持ち、自分以外の交配型であれば接合することができる。



繊毛虫の大きな特徴は、核が体細胞核と生殖核とに分化していることである。1細胞内のそれぞれの核の数は種によって異なるものの、各細胞は両方の核を持っている。細胞分裂時には大核も小核も分裂し、娘細胞に分配される。大核はポリゲノミックで転写活性が高い。これに対して小核は二倍体で、栄養期には転写活性はほとんどな

いと考えられている。しかし、繊毛虫のテトラヒメナ *Tetrahymena thermophyla* では、減数分裂前期に小核由来のRNA合成が起こり、その働きが近年特に注目され、ゾウリムシでも同様のことが起こっていると考えられている。

交配反応の最初の接着は、細胞の繊毛表面にある接合型物質によって起こる。接合がはじまると図に示したように、(1) 相補的な交配型の細胞の接着、(2) 小核の減数分裂、(3) 小核由来の配偶核の融合 (受精)、(4) 体細胞核 (新大核) と生殖核 (新小核) の分化、などの現象が起こる。このようにゾウリムシの一生は接合にはじまり、加齢現象、細胞内位置情報と核分化、核アポトーシス、生殖系列の維持、大核遺伝子発現のリプログラミングなどの諸現象が見られる。どのようにしてこのように複雑な生命現象を進化の過程で獲得できたが実に不思議である。

【ワークショップ】川、池、沼、水田など淡水域に棲む原生動物種について、法政大学 月井雄二教授のご支援を頂きながら、実際に顕微鏡で観察する機会を提供し、原生動物の世界をご紹介します。観察できる種 (宮城教育大学および法政大学の保存株) として、学校の教科書でも馴染みのあるミドリムシなどの鞭毛虫、アメーバなどの肉質虫、ゾウリムシなどの繊毛虫を用意している。また、ゾウリムシの接合実験や食胞の形成など、簡単な実験も体験できるように準備している。また、ワークショップ終了後は、株の一部を無償配布する予定である。

10:40

## シダ植物の生活環とその特徴

○今市涼子（日本女子大学理学部）、  
海老原 淳（国立科学博物館植物研究部）

シダ植物は、陸上植物という点ではコケ植物と同じカテゴリーに入るが、維管束をもつという点でコケ植物とは異なる。一方、孢子生殖を行い、種子を作らない点、同じ維管束植物の中でも種子植物とは大きく異なる。したがってシダ植物の生活環は、コケ植物と種子植物の間の進化段階を反映したものとなっている。シダ植物では、核相  $n$  の配偶体世代と、核相  $2n$  の孢子体世代はともに光合成能をもち、独立して生活する。この点、小型の孢子体が配偶体から栄養をもらって生活するコケ植物とは大きく異なる。シダ植物では孢子体の大型化と独立栄養化が進み、一方で配偶体の小型化が起きたと考えられる。種子植物では配偶体（胚のう）が孢子体内に留まるようになり、両世代の独立性はもはやみられない。

シダ植物の配偶体は、例外的にリボン形や糸形などを示すが、多くの種で心臟形を示し 1 cm 以下の葉状である。これはコケ植物の配偶体が高い形態多様性を示すのと対照的であり、したがってシダ植物の配偶体は、特に「前葉体」と呼ばれる。前葉体は、大半は 1 層（翼部）であるが、中央に多層構造（クッション）が存在し、造卵器形成の場となっている。造卵器は前葉体組織にやや埋もれており、これは卵細胞を乾燥から守るための適応形態であると考えられている。造精器は翼部に形成されることが多い。造精器から放出された精子 ( $n$ ) は、多くの場合別の配偶体の造卵器まで泳ぎつき、卵細胞 ( $n$ ) と受精する。受精卵 ( $2n$ ) は体細胞分裂を行い、若い孢子体（胚）を作る。胚には、茎、葉、根の原基だけでなく、足と呼ばれる構造があり、配偶体からの初期の栄養分の吸収に預かっている。シダ植物の胚は、種子植物のように休眠することなく、成長を続け維管束をもつ茎、葉、根を作り独立栄養を行うようになる。幼植物形成とともに前葉体は枯れ果てる。世代交代における孢子体の役割は、孢子生産である。コケ植物と違って複雑な体制をもつシダ植物の孢子体では、葉の裏側や縁部が孢子のう形成の場となっている。1 個の孢子のうの中には普通 16 個の孢子母細胞が作られ、これらの減数分裂によって合計 64 個の四分（減数）孢子 ( $n$ ) が形成される。孢子が成熟すると、孢子のうは裂開し、孢子が空中に散布される。孢子は土壌、樹上、岩上など基物の上で発芽し、配偶体世代を始め、前葉体 ( $n$ ) を作る。

ワークショップでは、孢子体の孢子散布機構を観察していただくと共に、普段実物を見る機会の少ない前葉体の形態観察（造精器・造卵器）を通して、シダ植物の生活環への理解を深めていただく予定である。

11:05

## ライブイメージングから解き明かす被子植物の 重複受精

東山哲也（東京大学大学院理学系研究科）

重複受精は被子植物に特有な生殖機構である。2つの鞭毛を持たない精細胞が、花粉管により雌性配偶体である胚嚢<sup>はいのう</sup>まで輸送される。そして一方の精細胞は卵細胞と受精して胚を、もう一方は中央細胞と受精して胚乳を形成する。重複受精による速い種子形成は、被子植物が繁栄する原動力となったとされる。また一方では、穀物などの重要な食料源をもたらすことで、人類の繁栄をも支えてきた。重複受精は、このように生物学的にも農学的にも重要な現象である。しかしながら、その詳細な様子や分子機構は、長らく明らかにされてこなかった。

重複受精研究を妨げてきたものは、雌性配偶体を厚く覆い隠してきた胞子体組織に他ならない。被子植物では、配偶体 ( $n$ ) はわずかに数細胞にまで単純化され、生活環のほとんどを占める胞子体 ( $2n$ ) 内に形成される。雄性配偶体である花粉は、栄養細胞と2つの精細胞（もしくは分裂前の雄原細胞）からなる。胚嚢は、ふつう卵細胞、2つの助細胞、中央細胞、3つの反足細胞からなる。特に雌側の胚嚢が母体の胚珠組織の中央に埋め込まれていることが、形態学的な解析のみならず、近年の分子遺伝学的な解析までも阻んでいる。

そこで我々は、極めてユニークな植物であるトレニア (*Torenia fournieri*) を用いることで、重複受精機構に迫ることを目指してきた。トレニアでは、胚嚢が半分ほど胚珠の外に突出し、卵細胞、2つの助細胞、そして中央細胞の半分ほどを生きのまま観察し、また顕微鏡操作することが可能である。このトレニアを利用して *in vitro* の重複受精系を開発することで、ダイナミックな受精過程の様子をはじめ撮影することに成功した。花粉管が初速  $12,000\mu\text{m}^3/\text{s}$  で内容物の放出を開始すると、わずか0.6秒ほどの間に片側の助細胞が選択的に崩壊し、2つの精細胞を受け取る。

このトレニアの系から、重複受精の解析を阻むものとみなしてきた胞子体組織が、配偶体間のインターラクションに対しても重要な役割を果たしていることが明らかとなってきた。胚嚢は、卵細胞のとなりにある2つの助細胞から拡散性のガイダンス分子を分泌することで、花粉管を直接的に誘引する。この際に、花粉管があらかじめ多段階の胞子体組織からの制御を受けることで、誘引シグナルに対する応答能力を獲得する。胞子体からの制御の最終段階では、胚珠の  $2n$  細胞から分泌される 70 kDa タンパク質 AMOR が花粉管に作用する。進化の過程で極めて単純化された被子植物の配偶体では、個々の細胞が著しく機能分化するとともに、周囲の胞子体組織に依存することで受精を達成させている実態が窺える。

現在、胚嚢内に放出された2つの精細胞が、いかにして選択的に卵細胞および中央細胞と受精するかといった、重複受精の根幹のメカニズムを明らかにすべく解析を進めている。このためには、明視野顕微鏡法では観察が不可能な小型の精細胞を、蛍光ラベルする必要がある。蛍光タンパク質を発現させることで精細胞を可視化し、高感度なマルチカラー4D 共焦点レーザー顕微鏡により、2つの精細胞の動態を世界で初めて明らかにすべく解析を進めている。本シンポジウムでは、その最新の成果についても紹介したい。またワークショップでは、トレニアを用いて、被子植物の卵細胞や中央細胞の様子、受精した胚嚢の様子などを簡便に生きのまま観察する方法について説明したい。

コケ植物は、蘚類・苔類・ツノゴケ類に大きく分類できる。苔類に属しているゼニゴケ *Marchantia polymorpha* は、有性生殖（受精）と無性生殖（孢子生殖）が連続した生活環と、無性生殖（無性芽によるもの）のみの生活環の2つを有している。これらの生活環は、材料入手や操作の点で観察が容易である。シンポジウムおよびワークショップでは、このようなゼニゴケを中心に論を進める。

### ◆ シンポジウム ◆

演者が作製した web 教材『コケ植物の生活』では、ゼニゴケの生活環（右図）を大きな柱として取り扱っている。その流れに沿って生活環を見ていくと、以下ようになる。

#### 有性生殖（受精）と無性生殖（孢子生殖）

配偶体（本体）に、傘のホネのような雌器床、あるいは円盤のような雄器床が形成される。雌器床にある造卵器では卵細胞が形成され、雄器床にある造精器では精細胞が形成される。雄器床が雨水などで濡れると、その上部から精細胞が水中に放出される。精子が精細胞から泳ぎ出て、造卵器の先端（頸口）に到達すると、内部に進入して腹部にある卵細胞と受精が行われる。【以上、有性生殖】

受精卵が分裂を繰り返し、造卵器の腹部が膨張すると、造卵器全体は孢子体と呼ばれるようになる。孢子体の中で、受精卵は多数の孢子と弾糸になり、乾燥した時季に孢子体が裂開すると、孢子は弾糸によってはじかれ、大気中に飛散する。孢子が土の上に着地すると、孢子の内容物が伸長を始め、糸状の原糸体になる。原糸体が成長すると配偶体になる。【以上、無性生殖（孢子生殖）】

#### 無性生殖（無性芽によるもの）

配偶体中央部の黒色の中線では、所々に杯（さかづき）に似た杯状体が形成される。杯状体はゼニゴケの体内と外部を結ぶ通路になっており、体内で形成された無性芽は杯状体を通して土の上にこぼれ落ちる。すると、無性芽の成長点を先端として伸長が始まり、それが成長して配偶体になる。

#### < 教育的価値について >

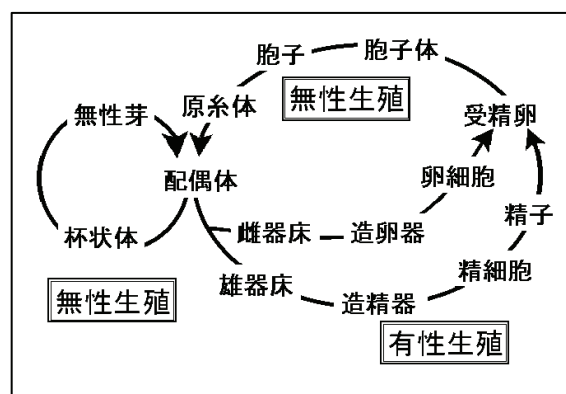
ゼニゴケの教材特性として、①分布が広く採集が容易である、②からだのつくりが簡単である、③有性生殖器官や生殖細胞の観察が容易である、④無性生殖が観察できる、⑤植物の進化を理解する上で重要である、という5点が挙げられる。これらは中等教育段階以上の学習レベルとして妥当と考えられ、生活環を中心に据えて取り扱うことで、それぞれの教材特性は強く結びつくと考えられる。

高等学校生物（生物 I B）の通常授業で生活環を扱った後に、シダ植物とコケ植物の生活環を描かせるテストを行った。その結果、シダ植物では特徴的な形態の配偶体（前葉体）が突出して正答されているのに対し、コケ植物では配偶体（本体）よりも生殖に関するステージで正答率が高かった。また、上記 web 教材を使用して卵細胞を観察させた授業実践では、雌性に関するステージの正答率が雄性に関するステージよりも高く、通常は学習機会が希な杯状体や無性芽でも正答が見られた。

コケ植物は他の植物群の生活環と比較して、あまり特徴的なステージを有していない。しかし、以上のように生活環によってコケ植物の多くの教材特性を結びつけることで、学習を深めることができる。また、生活環を基盤にして、多方面に学習を発展させることが可能であると考えられる。

### ◆ ワークショップ ◆

簡単な手法によって、有性生殖細胞である卵細胞・精子の観察が可能である。それらの顕微鏡観察を実際に体験し、その簡単さに触れることで、学校現場などでもゼニゴケが教材として利用可能であることを確認する。また、季節的な面を考慮して、web 教材や精子の動画記録を紹介する。



web 教材『コケ植物の生活』中の生活環



## 海藻における生活環の多様性と進化

神谷充伸（福井県立大学生物資源学部）

海藻類は形や色の変化に富んでいる上、きれいなおしば標本を簡単につくれるため、最近はいろいろな場所でおしば標本づくりが催されている。しかし、変わっているのは見た目だけではなく、海藻の生活環も実に多様で分類群によって大きく異なっている。今回は、海藻類に見られる生活環の多様性を紹介すると共に、最新の分子系統樹と照らし合わせながら、生活環にどのような進化の方向性がみられるのかを考えてみたい。ワークショップでは、普段あまり見ることのない海藻類の生殖器官を顕微鏡で観察できるようディスプレイする予定である。

海藻類は形態や光合成色素組成などの違いからアオサ藻（緑藻）、褐藻、紅藻に分類されている。多くの海藻は単相の配偶体世代と複相の孢子体世代の間で世代交代を行うが、アオサ藻のミルや褐藻のホンダワラなど、配偶体世代のみの海藻も知られている。世代交代を行う海藻の中でも、配偶体と孢子体が全く同じ形をしている種類（同型世代交代）もあれば、両者の形態が異なる種類（異型世代交代）もある。例えば、私たちが普段食べている「海苔」は単相の配偶体で、冬から春にかけて沿岸の岩肌を覆い尽くすほど繁殖するが、複相の孢子体は顕微鏡サイズの糸状体で、カキの殻などに穴を開けて入り込み、ひっそりと夏を過ごしている。海藻類の中でも紅藻の生活環は実にユニークで、生活環を通じて鞭毛をもたないことや、配偶体と孢子体の他に「果孢子体」という世代を有していることなどで特徴づけられる。一方、アオサ藻や褐藻では一般的に孢子体から鞭毛を有した遊走子が形成され、雌雄の配偶子も鞭毛を持っているが、一部の褐藻では雌性配偶体が鞭毛をもたず卵生殖を行う。海藻類の生活環がこれほど多様なのは生育環境と何らかの関係があると思われる。海藻が生育できる水深 20m 以浅の沿岸岩礁域は世界の海のわずか数%にすぎない。特に潮間帯では、垂直位置によって光強度、光質、干出時間、波あたりなどの環境条件が大きく変化するため、それぞれの海藻に適した生育場所はさらに限定される。加えて、温帯～寒帯域では季節によって温度、透明度、栄養塩などの環境が激変する。このような沿岸生態系において熾烈な生存競争を生き残り、分布域を拡大していく戦略として、様々な生活環が進化してきたのだろう。雌雄配偶子の大きさを比較すると、アオサ藻と褐藻という全く別の系統において、同形配偶から異形配偶への進化の方向性がみられる。海藻類は有性生殖の進化を考える上でも大変興味深い生き物であるといえよう。

## 日本生物教育学会

[http://homepage2.nifty.com/biol\\_ed/](http://homepage2.nifty.com/biol_ed/)

## 日本分類学会連合

<http://www.bunrui.info>

種生物学会

地衣類研究会

日本貝類学会

日本魚類学会

日本菌学会

日本蜘蛛学会

日本珪藻学会

日本原生動物学会

日本甲殻類学会

日本甲虫学会

日本古生物学会

日本昆虫学会

日本シダ学会

日本鞘翅学会

日本植物分類学会

日本進化学会

日本生物地理学会

日本蘚苔類学会

日本線虫学会

日本藻類学会

日本ダニ学会

日本地衣学会

日本動物分類学会

日本土壤動物学会

日本爬虫両棲類学会

日本プランクトン学会

日本哺乳類学会