

(総説)

花粉内有糸分裂における分裂装置の形態的可塑性

寺坂 治

東京慈恵会医科大学解剖学講座第1生物学研究室

〒182-8570 東京都調布市国領町8-3-1

(1999年10月20日 受理)

Morphological Plasticity of the Mitotic Apparatus in Pollen Mitosis

Osamu TERASAKA

*Division of Biology, Department of Anatomy 1, Jikei University School of Medicine,
Kokuryo, Chofu, Tokyo, 182-8570 Japan***Key words :** 隔膜形成体, 小胞子, 微小管形成中心, 不等分裂, 紡錘体, 雄原細胞

花粉は限りなく小型化, 単純化へと進化した顕花植物の雄性配偶体である。特に被子植物の花粉は減数分裂による小胞子形成後, 配偶体形成のための小胞子分裂と配偶子形成のための雄原細胞分裂のわずか2度の有糸分裂によって完成する。小胞子分裂は顕著な不等分裂であり, 2娘細胞は大型の栄養細胞と小型の雄原細胞に分化する。裸子植物の花粉は被子植物に比べてやや複雑で多様であり, 配偶子形成までに種により3~10数回の有糸分裂が起きるが, これらの有糸分裂もまた多くが不等分裂である。近年, バクテリア⁽¹⁾や酵母⁽²⁾の増殖, ショウジョウバエ⁽³⁾, 線虫⁽⁴⁾, その他の無脊椎動物⁽⁵⁾, ヒト⁽⁶⁾, 植物⁽⁷⁻⁹⁾などの初期発生または形態形成における不等分裂を通じて, 2娘細胞が異方向へと分化する機構の研究が盛んに行われ, 被子植物の小胞子分裂も好研究材料のひとつとして着目されている。この分裂における分裂装置すなわち紡錘体と隔膜形成体は, 不等分裂機構に関連し, 根端細胞などの通常の細胞分裂では見ることのできない特異な構造を呈する。

キク科やイネ科植物などでは, 不等分裂によって形成された雄原細胞が花粉粒内でただちに分裂し, 2個の精細胞を生じ三細胞性花粉を形成する。一方, ユリ科やラン科植物などでは, 雄原細胞は花粉粒内では分

裂することなく二細胞性花粉を形成する。二細胞性花粉の雄原細胞は紡錘形または長紡錘形に変形したのち, アクチン-ミオシン運動系の働きによって花粉管内へと移動し, 分裂して2個の精細胞となる。この分裂は細長い形状へと分化した雄原細胞が細長く伸長した花粉管内で行う有糸分裂であり, その機械的・空間的制約により, およそ紡錘形とはいえない特異な形の紡錘体を形成する。有糸分裂における分裂装置は染色体および細胞質を2等分するために発達する構造であり, 通常に見られる紡錘体の形態は本来, 必然的・合理的な形態である。

本稿ではこの2度の花粉内有糸分裂における分裂装置の形態が, 遺伝的制御または機械的制約により可塑性を示し, その可塑性が2娘細胞の形成・分化に不可欠であることについて論じる。小胞子分裂についてはヌママラサキツユクサ, 雄原細胞分裂についてはエビネ, ホウセンカの観察結果を中心に述べる。

1. 小胞子分裂

多くの被子植物では, 減数分裂によって形成された直後の小胞子の核は細胞のほぼ中央に位置している。小胞子の成長にともない核は細胞の一端へと移動し, 到達したその位置でDNA合成を行い, やがて核分

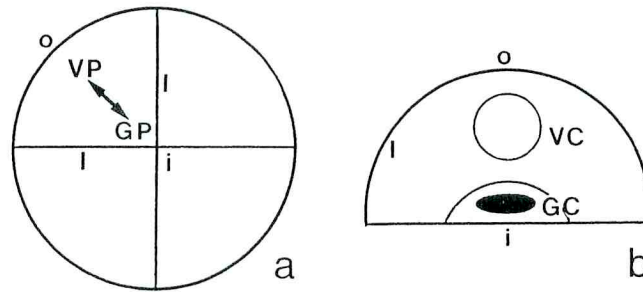


図1. 四分子 (a) および花粉粒 (b) における膜と小孢子分裂軸の関係の一例を示す模式図。

a. 矢印は小孢子分裂軸を表す。減数分裂によって形成された細胞板 (側膜; l) に対し 45 度の角度をなす。

VP; 栄養極, GP; 生殖極, VC; 栄養細胞, GC; 雄原細胞, i; 内膜, o; 外膜, l; 側膜。

裂を開始する。核が移動し偏在する小孢子内の位置および小孢子核分裂の軸方向は種固有であり⁽¹⁰⁾、その後の不等分裂の成立すなわち細胞分化にとって重要な意味をもつ。ムラサキツユクサやハナニラなど多くの種では小孢子核は減数分裂によって形成された花粉内膜側に、ネギやヤブランなどでは側膜側に、ネムノキ、アカシア、ネジバナなどでは外膜側に偏在し、*Acanthus spinosus* (キツネノマゴ科) では特定の位置には偏在しない。Sax と Husted (1936)⁽¹¹⁾ によると、ムラサキツユクサの仲間では小孢子核は内膜に近接し、分裂軸は減数第一および第二分裂の分裂軸すなわち両側膜と 45 度の角度をなす (図 1)。以後、花粉粒内において栄養核が形成される側を栄養極 (VP)、雄原核が形成される側を生殖極 (GP) とよぶ。小孢子核の細胞内移動および偏在性は、かつては液胞の発達によるとする考え方が一般的であったが⁽¹²⁾、近年、細胞骨格の関与を示唆する観察結果が相次いで報告されている。Brown と Lemmon (1991, 92)^(13, 14) はラン科植物の一種の *Phalaenopsis* において、小孢子核を細胞内の固有の位置に移動させ、さらに繋ぎ止めるための生殖極微小管系 (generative pole microtubule system) が存在することを抗-チューブリン間接蛍光抗体法により明らかにした。しかし、これまでのところ他の植物においては同様の構造は観察されていない。また、Zonia ら (1999)⁽¹⁵⁾ はタバコの花粉において、小孢子核の移動には微小管 (MTs) が、移動後その位置への核の繋ぎ止めにはアクチンが関与することを MTs 重合阻害剤であるオリザリンとアクチン重合阻害剤であるサイトカラシン D などによる処理実験により明らかにした。筆者が用いたヌマムラ

サキツユクサでは、小孢子核は液胞の発達によって楕円形をした小孢子細胞の長軸の一端 (側膜側) に押しやられるように移動し、その位置で DNA 合成をする。しかし、合成後も核は分裂することなく、やがて楕円形のほぼ中央の内膜に接する位置に向かって 2 度目の移動を行う。移動終了後、その位置でただちに核分裂を開始する。1 度目の核移動の前および直後の小孢子内には MTs はわずかしか存在しないが、移動後、核とは反対側の細胞質に多量の MTs が出現し小孢子短軸方向に配向する。それらの一部は、2 度目の核移動に並行し、核の VP 側表面に接しながら核の移動方向とは逆方向に移動し再配列する。1 度目の核移動はコルヒチンおよびサイトカラシン B 処理によって阻害されることはないが、2 度目の核移動はコルヒチン処理によって阻害され、サイトカラシン B によって阻害されない。すなわち、2 度目の核移動にのみ MTs が関与することが明らかである。おそらく 2 度目の核移動と並行して起きた MTs の再配列が核移動に関与したと考えられる⁽¹⁶⁾。Cleary (1995)⁽¹⁷⁾ は、ムラサキツユクサの前孔辺母細胞と副細胞の母細胞において、核を細胞の一端に固定するようなアクチンの帯が存在し、そのことが不等分裂に帰結することを観察しており、不等分裂に関わる核の偏在性に細胞骨格が関与する可能性が高いことを示している。しかし、これまでの報告では、被子植物の小孢子に共通した細胞骨格構造は知られておらず、*Brassica* では核移動時には MTs は観察されていない⁽¹⁸⁾。今後、なお多種にわたる詳細な観察が必要である。

被子植物における小孢子分裂の特徴について、古くは Geitler (1935)⁽¹⁰⁾ が *Uvularia* (ユリ科) で、

Sax と Husted (1936)⁽¹¹⁾ がムラサキツユクサで Hagerup (1938)⁽¹⁹⁾ が *Orchis* (ラン科) で, Brunfield (1941)⁽²⁰⁾ が *Allium cerunum* (ユリ科) で, GP 側と VP 側の半紡錘体の形態が非対称的であること, 隔膜形成体が GP 側に湾曲すること, 形成された 2 娘細胞の大きさが不等であること, 小型の雄原細胞の染色質は強く凝縮し, 大型の栄養細胞の染色質は強く分散することなどを報告している. また, Terasaka と Tanaka (1974)⁽²¹⁾ は分裂過程における染色質の形状分化を詳細に観察し, 分化の開始時期が種間で変異することなどを報告した.

ヌママラサキツユクサにおける小孢子核分裂は, 花粉中央付近の内膜に接する位置で開始する. 分裂前期から中期までの染色体は, 根端細胞など通常の細胞分裂と同様に挙動し配列するが, 後期以降は大きく異なる. 後期における染色体の両極への移動距離, すなわち赤道面から紡錘体極までの距離は VP 側が GP 側に比べてやや大きく, VP に移動した各染色体の動原体部位は狭い極領域に収斂するが, GP に移動した染色体の動原体部位は収斂が弱く広い領域に分布する. 終期に入り, 両極の染色体は同時に分散を開始するが, 終期中頃, VP の染色体は GP のそれに比べて分散の程度が強まり, やがて染色質が強く分散した栄養核を形成し, GP には染色質の分散が弱い雄原核を形成

する. すなわち, 2 娘細胞の分化はすでに分裂期終期に 2 娘核間において具現化している. 図 2 はこの間における紡錘体および隔膜形成体の発達過程を, 共焦点レーザー顕微鏡により観察した結果を模式的に示したものである⁽²²⁾. 分裂期前期から前中期にかけての核周辺の MTs 構造 (前期紡錘体) の発達は両極間で非同調的に始まり, 分布する MTs の量および形が非対称的である点が特徴である. 分裂前期には MTs はまず VP から核周辺に向かって発達するが, GP ではほとんど発達しない (a). 前期の終わり頃, VP に発達する MTs の量が増加するが, 極付近には MTs がほとんど分布しない円形の領域があり, MTs はその周辺から核を包むように分布する (b). GP における前期紡錘体の形成は VP より遅れて前中期頃に開始する (c). GP の前期紡錘体にも MTs が存在しない大きな円形の極領域が存在する. 両極ともに前期紡錘体の発達開始時には MTs が分布しない極領域が存在するが, VP では時期の進行とともにその領域は小さくなり, 中期にはほぼ完全になくなり MTs が一点に収斂した円錐状の半紡錘体へと発展する. しかし, GP では中期においても MTs の極への収斂はなく, 先端が欠けた円錐状をなす^(16, 18, 23-25). また, 中期紡錘体において, 極から赤道面までの距離は VP 側が GP 側より大きいので, 半紡錘体の先端は VP 側でよ

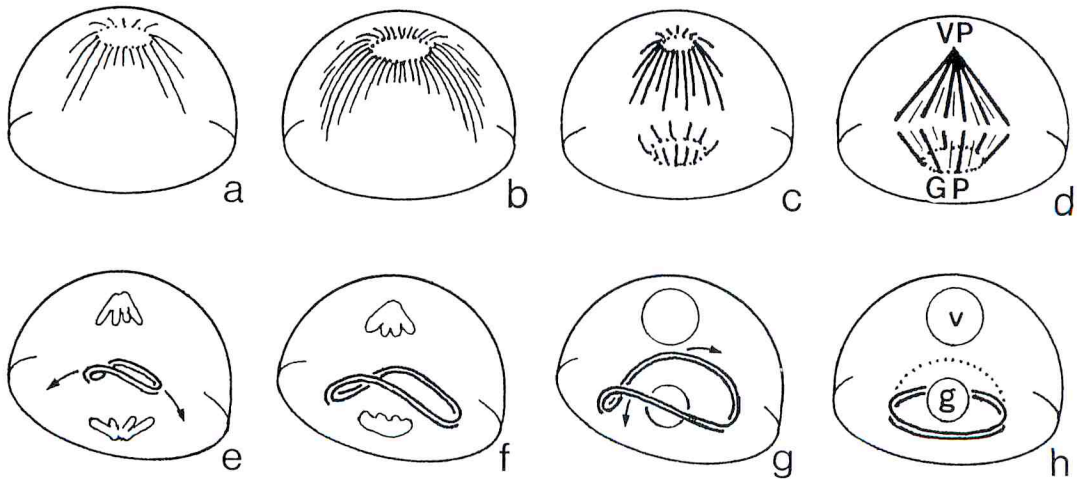


図 2. ヌママラサキツユクサ小孢子核分裂における分裂装置の発達を表す模式図.

a, b; 前期, c; 前中期, d; 中期, e-h; 終期, v; 栄養核, g; 雄原核. VP および GP における半紡錘体は非同調的に発達し, 非対称的な構造を形成する (a-d). 隔膜形成体は湾曲しながら, まず花粉粒長軸方向に, ひき続き短軸方向に発達する (e-h). (Terasaka and Niitsu (1995)⁽²²⁾ を一部改変)

り鋭角的である (d)。さらに各姉妹染色分体に対して発達した動原体 MTs は、GP 側に比べて VP 側の方が長い。これらの非対称性は VP と GP とで微小管形成中心 (Microtubule Organizing Center ; MTOC) の構造が非対称的であることに基づくと考えられる。Brown と Lemmon (1992)⁽³⁴⁾ は MTs が収斂していない極構造について、全染色体に対して一対の紡錘体極が形成されるのではなく、各染色体または数個の染色体ごとに minipole が形成され、その minipole が一定の空間に多数寄り集まって multipole を形成した結果と説明している。なお、根端細胞などの一般的中期紡錘体では、両極ともにおいて MTs は完全には収斂せず、両先端がともに欠けた対称的な紡錘形を成している。

終期には 2 娘核間の中央付近から隔膜形成体が遠心的に成長を開始する。隔膜形成体はやがて雄原核を包み込むように GP 側に湾曲を開始するが、まず主として花粉粒長軸方向への発達を遂げる (e, f)。次に短軸方向へと発達し、ついには雄原核を取り囲むドーム状の細胞板を形成し、小型の雄原細胞を切り出して不等分裂を完了する (g, h)。ヌママラサキツクサの小孢子分裂における湾曲した隔膜形成体の発達様式は、他の被子植物の小孢子および裸子植物の多くの花粉粒内有糸分裂においても一般的に観察される。裸子植物の一種のフタタマオウの花粉粒形成過程では 4 回の分裂が起きる。それらはすべて不等分裂であるが、特に 3 回目にかかる造精器細胞分裂では、細胞のほぼ中央付近で発達を開始した隔膜形成体は、新生された一方の娘核 (生殖核) をほぼ球形に囲み込むように著しく湾曲する。隔膜形成体の湾曲によって分裂の不等性はより増幅され、それによって雄原細胞その他、小型細胞への細胞質の分配は必要最少量となる。花粉に特有な効率的な不等分裂機構である。隔膜形成体の湾曲する機構について、かつては、分裂装置の両側に大きな液胞が存在し、それらに対し発達中の隔膜形成体が突き当たり、その成長方向が転換されることによって起きるとされてきた。しかし、筆者らによるヌママラサキツクサ小孢子的電顕的観察では、隔膜形成体は液胞に当たる以前に湾曲を始めることが明らかになっている。通常の植物細胞では、隔膜形成体の発達する位置すなわち新しい細胞板が形成される位置は Pre-Prophase Band (PPB) とよばれる MTs の帯によってあらかじめ規定されている⁽²⁶⁾。また、タバコやニンジン細胞では発達中の隔膜形成体端部とその到達予定の細胞表層部の間には F-アクチンによる架橋

があり、それにより発達が方向付けられるという報告がなされている^(27, 28)。動物細胞における細胞質分裂の位置の決定には、星状体 MTs が関与している。筆者らのヌママラサキツクサ花粉を中心としたこれまでの研究では、PPB および隔膜形成体の湾曲に関連したアクチンまたはその他の細胞骨格の存在は確認されていない (ただし、隔膜形成体内部には F-アクチンが含まれている)。しかし、フタタマオウの造精器細胞分裂における湾曲しながら発達する隔膜形成体は、最終的には先の分裂によって形成された前葉体細胞のある特定の部位に接する細胞膜に正確に到達することから、隔膜形成体の発達を制御するなんらかの機構が存在することが十分に予測される。また、分裂中のクロマツ小孢子を遠心処理し、不等分裂を本来とは異なる分裂軸で誘導すると、形成された大型細胞が行う次の不等分裂の分裂軸は小型細胞との間の細胞板に垂直に形成され、小型細胞側に新しい小型娘細胞を、反対側に大型娘細胞を形成する⁽²⁹⁾。2 度目の不等分裂の分裂軸は小型細胞の位置と強い相関性があり、後述する動物卵における表層機構に類似する機構が働いているのかもしれない。Park ら (1998)⁽³⁰⁾ は、小孢子不等分裂には種固有の位置への核移動と分裂軸の成立が不可欠としているが、それに加えて、隔膜形成体の湾曲の成立によって分裂の不等性がさらに増幅されている。

不等分裂は顕微鏡下で観察が可能な細胞分化すなわち細胞の多様性の創出過程として、生物の増殖や発生 の諸段階で多様な様式として見いだされる。孔辺母細胞形成などにみられる多くの型の不等分裂は、細胞の一端への核移動と分裂軸の成立、引き続き起きる通常 の分裂装置形成によって成し遂げられる。無脊椎動物に属するイトミミズの初期発生では第一卵割の紡錘体は細胞の中央に位置するが、一方の極に星状体が存在しない単星分裂装置であり、星状体がない極側に小型の割球を、星状体が存在する極側に大型の割球を形成する。また、大型割球の第二卵割では星状体は両極ともに発達するが、小型割球と接する側の星状体は細胞表層に固着し、扁平状となり、その方向に新たな小型割球を、反対側に大型割球を形成する。第二卵割期の大型割球の核を遠心処理によって小割球から遠く離れた位置に移動させたり、マイクロ解剖によって小割球を切り離したりすることにより、またサイトカラシン処理をすることにより紡錘体と星状体はそれぞれ対称的に発達し、分裂は等分裂になる。これらのことからイトミミズの第二卵割における非対称的紡錘体形成には、

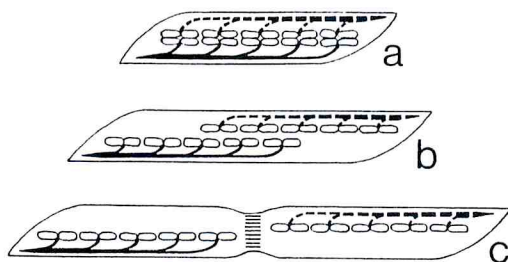


図3. エピネおよびホウセンカの雄原細胞分裂における分裂装置と染色体運動.

a. 中期；染色体は細胞長軸に沿ってタンデムに配列する。紡錘体極は細胞長軸の両端に位置し、各染色体に向かって動原体 MTs が発達する。b. 後期；染色体は紡錘体極間の伸長（後期 B）によって逆平行的に分離する。c. 終期；紡錘体極間は中期紡錘体の約 2 倍にまで伸長し、染色体は完全に分離する。細胞の中央部には隔膜形成体が発達する。（Terasaka and Niitsu (1989) ⁽³³⁾ を一部改変）

隣接細胞との細胞接触に依存した表層機構が存在し、その表層機構にはアクチンが関与することが示唆されている⁽⁵⁾。可塑的紡錘体に基づく不等分裂の一例である。

II. 雄原細胞分裂

被子植物の三細胞性花粉における雄原細胞は、小孢子分裂によって形成されたのち、比較的短時間のうちに花粉粒内で分裂に入る。雄原細胞は球形に近い小型細胞であり、紡錘体は狭い細胞内で圧迫された形で形成されるが、基本的にはほぼ通常の構造を保っている。それに対し二細胞性花粉の雄原細胞は、細胞内部に存在する MTs の関与により花粉粒内で長紡錘形に伸長したのち、花粉管内に移動し分裂を行う。花粉管内への移動は、栄養細胞内に存在するアクチンと雄原細胞の表面に分布するミオシンの働きによって行われる⁽³¹⁾。雄原細胞分裂は 1930 年代以降多くの植物種において観察されてきたが、手法等の限界もあり、根端細胞などに見られるような通常の中期赤道面および紡錘体は形成されるか、隔膜形成体は出現するか、それらの形成、出現が種により変異するかなどの多数の問題点が未解決のまま今日に至った。ホウセンカなどの雄原細胞分裂では、中期染色体が細胞長軸すなわち花粉管長軸に沿ってタンデム状に配列するにもかかわらず、後期における姉妹染色分体の分離は細胞長軸に沿って逆平行的に進行する。この一見矛盾した染色体行動から、Raghavan ら⁽³²⁾ はこれらの種の雄原細胞分裂には紡錘体は存在しないと報告した。近年、蛍光抗体法の開発により、クワズイモ、ヒアシンズ、ユリの仲

間、ミドリアマナ、ハナニラなどの雄原細胞では細胞短軸方向に赤道面をもち、長軸方向に極をもつ通常の中期紡錘体を形成し、隔膜形成体によって細胞質分裂を行うことが示された。しかし、筆者らは、抗-チューブリン間接蛍光抗体法によりエピネ、ホウセンカ、ヌママラサキツクサの雄原細胞分裂を解析し、これらの種においても分裂装置は存在するが、その構造が特異的であることを明らかにした^(33, 34)。図3はエピネおよびホウセンカにおける染色体と分裂装置の典型的な動態を模式的に示している。中期染色体は細胞長軸に沿ってタンデム状に並び、それに対する紡錘体極は細胞長軸の両側に位置する。動原体 MTs は一対の染色分体に対し逆平行的に結合する。したがって染色体によっては対をなす動原体 MTs の長さが著しく異なる。同方向より発達した動原体 MTs は極側で互いに集合し、半紡錘体に相当する 1 本の太い束を形成する。中期においては 2 本の太い MTs の束が平行にオーバーラップして存在し、紡錘体を形成する。分裂後期における染色体の分離は、半紡錘体同士が互いに反対方向にすべるように移動し、紡錘体極間の距離が中期の約 2 倍にまで伸長することによっておきる（紡錘体極間の伸長による染色体の分離を後期 B という）。これらの種では動原体 MTs の短縮による染色体分離（後期 A という）はほとんど起きない。終期には伸長した細胞の中央部に隔膜形成体が発達し細胞質分裂を行う。ヌママラサキツクサでは雄原細胞の短軸面に対して染色体の総体積が著しく大きいため、エピネやホウセンカに比べて一見さらに複雑な紡錘体構造をとる。ヌママラサキツクサの染色体数は $n = 6$ であり、分

裂中期には各染色体の動原体部位が著しく伸長した雄原細胞長軸に沿って不規則に分布し、それぞれに対して動原体 MTs が発達する。6本の動原体 MTs がひとつの極に集合することはほとんどなく、6個または数個の minispindle を形成し、細胞長軸に沿って分布する。後期における染色体の分離はそれぞれの動原体 MTs の短縮と minispindle の極間の伸長によって起こり、終期における細胞質分裂は小型の隔膜形成体によって行われる。Yu と Russell (1993)⁽³⁵⁾ は、花柱内を伸長中のタバコ花粉の雄原細胞紡錘体の電顕的連続切片像をコンピューターにより三次元立体構築し解析した。中期紡錘体の中には21対の動原体が不規則に分布し、各動原体 MTs はひとつの極に収束することなく、数本ずつが subpole に集まって複数の小さな subspindle を形成する。紡錘体全体は一方向から押しつぶされたように斜めに傾き平行四辺形を呈する。後期にはこれらの subpole が互いに収束しながら両極間が約50%伸長し、動原体 MTs も短縮し染色体の分離をひき起こす。隔膜形成体は通常の方法で形成される。彼らは複数の subpole が独立して形成されることについて、Hepler (1990)⁽³⁶⁾ が提唱した MTOC の可変性 (flexible centrosome model) によって説明しており、MTOC の可変性は分裂装置の特異な構造の誘導すなわち可塑性の重要な要因のひとつと見なすことができる。Palevitz と Cresti (1989)⁽³⁷⁾ は培養下で伸長したムラサキツクサ (*Tradescantia virginiana*) 花粉における雄原細胞分裂を蛍光抗体法によって観察し、筆者らのヌママラサキツクサとほぼ同様の結果を得ている。エビネ、ハウセンカ、ムラサキツクサの仲間、タバコにおける観察結果は、いくつかの点において異なっているが、基本的には図3に示すような共通した雄原細胞の分裂装置構造を示唆している。雄原細胞の中期紡錘体の形態は種によって、ときには同種の花粉管によっても異なる。培養下のヌママラサキツクサの花粉管では、浸透圧調節等の問題により先端付近が異常に膨らむ場合があり、その中で分裂を開始した雄原細胞の染色体は通常に近い形の赤道面を形成する場合がある。雄原細胞の短軸面にすべての染色体の動原体部位が並ぶための十分な空間がある種では通常の紡錘体を形成し、短軸面の大きさに比べて染色体の総体積が大きすぎる種では特異な紡錘体構造をとる。雄原細胞短軸面の大きさは遺伝的制御下にあるが、花粉管短軸面の大きさによってもまた規定されている。

雄原細胞の細胞質分裂が隔膜形成体によって行われ

る種とくびれによって起こる種⁽³⁷⁻⁴¹⁾が報告されている。Palevitz と Cresti (1989)⁽³⁷⁾ はムラサキツクサの雄原細胞では隔膜形成体および細胞板は形成されず、細胞質分裂はくびれ込みによって起きることを報告している。しかし、筆者らの観察ではすべての種において隔膜形成体が確認されている。ヌママラサキツクサでも非常に小型の隔膜形成体が観察されており、くびれによるとされるムラサキツクサやその他の種においても再検討の必要がある。

雄原細胞においてもまた PPB は形成されず、減数分裂、小孢子分裂、雄原細胞分裂という雄性配偶子形成の一連の過程を通じて PPB は出現しない。この過程ではどのような機構によって新たな細胞板の位置が決定されるのか、PPB に代わる別の構造があるのか、今後に残された課題である。

III. 分裂装置の可塑性の原因

分裂装置が可塑性を示す原因については、遺伝的制御^(42, 43)と細胞の大きさや形による機械的圧迫^(44, 45)の可能性が示唆されている。小孢子分裂における紡錘体の非対称性はほぼすべての種で観察され、小孢子間期核の位置の偏在性と固有の分裂軸が常に重要な役割を果たしている。その核の偏在性と分裂軸は細胞の大きさや形などには関わりなく種特異的であり、偏在性には多くの場合、細胞骨格が関与している。また分裂期における MTOC の構造が両極で異なり、紡錘体 MTs の構築に影響を与えている。これらの事実は小孢子分裂における紡錘体の可塑性は遺伝的制御による可能性を示している。また、Chen と McCormick (1996)⁽⁴⁶⁾ は *Arabidopsis thaliana* より *sep* 突然変異株を分離した。この株の小孢子は等分裂をし、そのうちの一方の娘細胞のみが引き続き従来型の不等分裂を行う。このことから、彼らは小孢子内には不等分裂を引き起こす分裂極性の決定因子が局在し、先の等分裂によって一方の娘細胞にのみ決定因子が取り込まれ、それによって次の不等分裂が誘導されるという説を提唱している。このことは、紡錘体の非対称性の重要な原因の一つである分裂極性は遺伝的制御下にあることを示唆している。

隔膜形成体の湾曲は、かつては小孢子細胞内に発達した液胞による機械的制約が原因とされてきたが、前述のように筆者は否定的である。フタタマオウの造精器細胞分裂では、隔膜形成体が湾曲しながら発達する経路と到達点が非常に正確であり、細胞内にはその経路の決定に影響を与えるような液胞はほとんど発達

していない等の理由から、むしろ遺伝的制御によるものと考えられる(未発表)。Parkら⁽³⁰⁾は*A. thaliana*の花粉において*geminipollen1*突然変異株を単離し、その転写産物が隔膜形成体活性に働くことを明らかにしている。

雄原細胞分裂における紡錘体形態は種によって通常のものから著しく特異的なものまで出現し、同種内においても花粉管によって特異性の度合いに幅がみられることがある。これらのことは紡錘体形態の特異性はその種のもつ染色体数または染色体の総体積と雄原細胞の短軸面の大きさとの関係に依存していること、すなわち機械的圧迫によることを示唆している。花粉管は顕花植物の生殖機構に登場した器官であり、雄原細胞の長紡錘形構造はその花粉管内運動に適応した構造であり、明らかに遺伝的制御によるものである。紡錘体の特異的構造は雄原細胞構造の遺伝的制御により派生した二次的・機械的結果であると推測される。雄原細胞紡錘体の可塑性は雄原細胞の花粉管構造に対する適応を可能にした特性のひとつである。

以上、植物および動物細胞における分裂装置は本来可塑的であり、それらは遺伝的制御または機械的要因によって具現化する。花粉における2回の有糸分裂の場合、小孢子分裂では遺伝的制御によって、雄原細胞分裂では細胞または花粉管の形と大きさによる機械的圧迫によって引き起こされる。紡錘体形態は、一般に紡錘体極と染色体との配置によって決まると考えられる。したがって、紡錘体の形態的可塑性は紡錘体極におけるMTOC自身のもつ可塑性またはMTOCと動原体部位との空間的配置の可塑性に基づくと考えられ、それらに対しどのような要因が働くかに依っている。また、分裂装置の可塑性は、特異な環境下の細胞の正常な染色体分配を保障する機構として、発生・分化において重要な役割を果たしている。

引用文献

- (1) Way, J. C. : The mechanism of bacterial asymmetric cell division. *BioEssays* 18, 99-101 (1996).
- (2) Amon, A : Mother and daughter are doing fine : Asymmetric cell division in yeast. *Cell* 84, 651-654 (1996).
- (3) Lin, H. and T. Schagat : Neuroblast : a model for the asymmetric division of stem cells. *Trends Genet.* 13, 33-39 (1997).
- (4) Etemad-Moghadam, B., S. Guo and K. J. Kemphues : Asymmetrically distributed PAR-3 protein contributes to cell polarity and spindle alignment in early *C. elegans* embryo. *Cell* 83, 743-752 (1995).
- (5) Takahashi, H. and T. Shimizu : Role of intercellular contacts in generating an asymmetric mitotic apparatus in the *Tubifex* embryo. *Develop. Growth Differ.* 39, 351-362 (1997).
- (6) Matsuhisa, T. : Asymmetric cell division in human leukemic promyelocytic cells (HL-60). *Cell Biol. Inter.* 19, 785-789 (1995).
- (7) Gallagher, K. and L. G. Smith : Asymmetric cell division and cell fate in plants. *Cur. Opin. Cell Biol.* 9, 842-848 (1997).
- (8) Fowler, J. E. and R. S. Quatrano : Plant cell morphogenesis : Plasma membrane interactions with the cytoskeleton and cell wall. *Annu. Rev. Cell Dev. Biol.* 13, 697-743 (1997).
- (9) Scheres, B. and P. N. Benfey : Asymmetric cell division in plants. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 50, 505-537 (1999).
- (10) Geitler, L. : Beobachtungen über die erste Teilung in Pollenkorn der Angiospermen. *Planta* 24, 361-386 (1935).
- (11) Sax, K. and L. Husted : Polarity and differentiation in microspore development. *Amer. J. Bot.* 23, 606-609 (1936).
- (12) Mascarenhas, J. P. : The biochemistry of angiosperm pollen development. *Bot. Rev.* 41, 259-314 (1975).
- (13) Brown, R. C. and B. E. Lemmon : Pollen development in orchids. 3. A novel generative pole microtubule system predicts unequal pollen mitosis. *J. Cell Sci.* 99, 273-281 (1991).
- (14) ——— : Pollen development in orchids. 4. Cytoskeleton and ultrastructure of the unequal pollen mitosis in *Phalaenopsis*. *Protoplasma* 167, 183-192 (1992).
- (15) Zonia, L., J. Tupý and C. J. Staiger :

- Unique actin and microtubule arrays co-ordinate the differentiation of microspores to mature pollen in *Nicotiana tabacum*. *J. Exp. Bot.* **50**, 581-594 (1999).
- (16) Terasaka, O. and T. Niitsu : Unequal cell division and chromatin differentiation in pollen grain cells. II. Microtubule dynamics associated with the unequal cell division. *Bot. Mag. Tokyo* **103**, 133-142 (1990).
- (17) Cleary, A. L. : F-actin redistributions at the division site in living *Tradescantia* stomatal complexes as revealed by microinjection of rhodamine-phalloidin. *Protoplasma* **185**, 152-165 (1995).
- (18) Hause, G., B. Hause and A. A. M. Van Lammeren : Microtubular and actin filament configurations during microspore and pollen development in *Brassica napus* cv. Topas. *Canadian J. Bot.* **70**, 1369-1376.
- (19) Hagerup, O. : A peculiar asymmetrical mitosis in the microspore of *Orchis hercynica*. *Hereditas* **24**, 94-96 (1938).
- (20) Brunfield, R. T. : Asymmetrical spindles in the first microspore division on certain angiosperms. *Amer. J. Bot.* **28**, 713-722 (1941).
- (21) Terasaka, O. and R. Tanaka : Cytological studies on the nuclear differentiation in microspore division of some angiosperms. *Bot. Mag. Tokyo* **87**, 209-217 (1974).
- (22) Terasaka, O. and T. Niitsu : The mitotic apparatus during unequal microspore division observed by a confocal laser scanning microscope. *Protoplasma* **189**, 187-193 (1995).
- (23) Heslop-Harrison, J. : Synchronous pollen mitosis and the formation of the generative cell in massulate orchids. *J. Cell. Sci.* **3**, 457-466 (1968).
- (24) Burgess, J. : Microtubules and cell division in the microspores of *Dactylorhiza fuchsii*. *Protoplasma* **69**, 253-264 (1970).
- (25) Brown, R. C. and B. E. Lemmon : Pollen mitosis in the slipper orchid *Cypripedium fasciculatum*. *Sex. Plant Reprod.* **7**, 87-94 (1994).
- (26) Pickett-Heaps, J. D. and D. H. Northcote : Organization of microtubules and endoplasmic reticulum during mitosis and cytokinesis in wheat meristems. *J. Cell Sci.* **1**, 109-120 (1966).
- (27) Kakimoto, T. and H. Shibaoka : Actin filaments and microtubules in the preprophase band and phragmoplast of tobacco cells. *Protoplasma* **140**, 151-156 (1987).
- (28) Lloyd, C. W. and J. A. Traas : The role of F-actin in determining the division plane of carrot suspension cells. *Development* **102**, 211-221 (1988).
- (29) Terasaka, O. and T. Niitsu : Unequal cell division and chromatin differentiation in pollen grain cells. I. Centrifugal, cold and caffeine treatments. *Bot. Mag. Tokyo* **100**, 205-216 (1987).
- (30) Park, S.K., R. Howden and D. Twell : The *Arabidopsis thaliana* gametophytic mutation *geminipollen 1* disrupts microspore polarity, division asymmetry and pollen cell fate. *Development* **125**, 3789-3799 (1998).
- (31) Tang, X., P. K. Hepler and S. P. Scordilis : Immunochemical and immunocytochemical identification of a myosin heavy chain polypeptide in *Nicotiana* pollen tubes. *J. Cell Sci.* **92**, 569-574 (1989).
- (32) Raghavan, T. S., K. R. Venkatasubbaan and H. D. Wulff : Division on the generative cell in *Impatiens Balsamina* L. *Cytologia* **9**, 389-392 (1939).
- (33) Terasaka, O. and T. Niitsu : Peculiar spindle configuration in the pollen tube revealed by the anti-tubulin immunofluorescence method. *Bot. Mag. Tokyo* **102**, 143-147 (1989).
- (34) 寺坂治・新津恒良 : 蛍光抗体法によるヌママムラサキツユクサ生殖細胞紡錘体の解析. *花粉誌* **35**, 7-12 (1989).
- (35) Yu, H. -S. and S. D. Russell : Three-

- dimensional ultrastructure of generative cell mitosis in the pollen tube of *Nicotiana tabacum*. *Eur. J. Cell Biol.* **61**, 338-348 (1993).
- (36) Hepler, P. K. : Membranes in the mitotic apparatus. In J. S. Hyams, B. R. Brinkley (eds) : *Mitosis : Molecules and Mechanisms*. pp. 241-271. Academic Press. New York (1990).
- (37) Palevitz, B. A. and M. Cresti : Cytoskeletal changes during generative cell division and sperm formation in *Tradescantia virginiana*. *Protoplasma* **150**, 54-71 (1989).
- (38) O'Mara, J. G. : Division of the generative nucleus in the pollen tube of *Lilium*. *Bot. Gaz.* **94**, 567-578 (1933).
- (39) Sax, K. and J. G. O'Mara : Mechanism of mitosis in pollen tubes. *Bot. Gaz.* **102**, 629-636 (1941).
- (40) Stanley, R. G. and H. F. Linskens : *Pollen : biology, biochemistry, management*. Springer, New York Berlin Heidelberg (1974).
- (41) Lewandowska, E. and M. Charznska : *Tradescantia bracteata* pollen in vitro : pollen tube development and mitosis. *Acta Soc. Bot. Polon* **46**, 587-597 (1977).
- (42) Palevitz, B. A. and A. Tiezzi : Organization, composition, and function of the generative cell and sperm cytoskeleton. *Inter. Rev. Cytol.* **140**, 149-185 (1992).
- (43) Palevitz, B. A. : Morphological plasticity of the mitotic apparatus in plants and its developmental consequences. *Plant Cell* **5**, 1001-1009 (1993).
- (44) Staiger, C. J. and W. Z. Cande : Microtubule distribution in *dv*, a maize meiotic mutant defective in the prophase to metaphase transition. *Dev. Biol.* **138**, 231-242 (1990).
- (45) ——— : *Ameiotic*, a gene that controls meiotic chromosome and cytoskeletal behavior in maize. *Dev. Biol.* **154**, 226-230 (1992).
- (46) Chen, Y.-C. and S. McCormick : *sidecar pollen*, an *Arabidopsis thaliana* male gametophytic mutant with aberrant cell divisions during pollen development. *Development* **122**, 3243-3253 (1996).
-

