

ケ イ 素 の 生 物 学 — 1 2 —

京都大学名誉教授

高 橋 英 一

おわりに— 事実と解釈 —

生体元素としてのケイ素の特異性

これまで生物とケイ素のかかわりについて見てきましたが、全体を通して認められる事実は、生物はケイ素を保護あるいは支持組織の素材として利用していることです。

第四回で述べたように、生物は骨格物質に無機物としては二酸化ケイ素（シリカ）か炭酸塩（炭酸カルシウムあるいはリン酸カルシウム）のいずれかを使っています。しかしシリカを選択しているのは原生動物と海綿動物までで、それ以上の高等な動物ではすべてカルシウム型になっています。シリカは炭酸カルシウムやリン酸カルシウムとちがって、大型の外骨格（殻）や内骨格（背骨）を作るのに適さないようです。

多くの海棲生物がシリカより炭酸カルシウムの骨格をもつ理由として、海水が炭酸カルシウムに関して過飽和状態にあることが指摘されています。このような環境中では、呼吸由来の炭酸ガスを使って炭酸カルシウムの核を作れば、そのまわりに炭酸カルシウムを析出させて殻を形成してゆくことが容易になります⁶⁹。これに対して海水中のケイ酸濃度は数ppmに過ぎないので、それを重合固化させるにはエネルギーを使って体内に著しく濃縮する必要があります。

原生動物や海綿動物にはシリカ型と炭酸カルシウム型の両方が存在しますが、面白いことに海綿動物の中には一生の内にシリカ型から炭酸カルシウム型へ移行するものがあります。すなわち硬骨海綿では、はじめケイ酸質の骨片ができ、ついでそれらは有機質のマトリックスに包まれ、最後に石灰質の骨格の中に埋まります。さらに興味深いのは第五回で紹介したように、これと似た現象が脊椎動物の骨化にも見られることです。これらは「ケイ酸化から石灰化へ」という一定の方向性を

もった進化を示唆しており、ヘッケルの仮説「個体発生は系統発生を繰り返す」を思いださせます。

植物では単細胞藻類のケイ藻のシリカ被殻が有名ですが、陸上植物にはこのようなシリカの骨格をもったものはありません。陸上植物の支持組織は、セルロースを主体とする有機物からなっています。

植物の細胞は動物にはない丈夫な細胞壁に包まれています。また細胞内にも動物にはない液胞があり、液胞液にはいろいろな成分が溶け込んで高い浸透圧を生じ、水分を吸収して細胞壁を内側から強く押し上げています。植物の細胞は強い圧力の空気のつまった丈夫なタイヤのように、これを接着してゆけば構造物を作り得るだけの強さをもっています。これに対して薄い細胞膜に包まれただけの動物の細胞は、豆腐のように脆弱です。ここに植物には動物のような骨がないにもかかわらず高く直立し、沢山の枝や葉をつけることができる秘密があります。

陸上植物は動物のようにカルシウムやケイ素の骨格をつくることはありませんが、有機質の細胞壁を補強するのに役立っています。カルシウムは細胞壁の繊維間を架橋して丈夫にしています（ホウ素も同様の役割をしており、これは細胞壁をもたない動物にはホウ素が不要であることの説明になります）。一方ケイ素は細胞壁の内外にシリカとなって沈積し、細胞の機械的強度に貢献します。

ケイ素の吸収形態であるケイ酸（ H_4SiO_4 ）は分子状で蒸散流によって地上部に運ばれ、水分の蒸発とともに濃縮されると重合してシリカゲル（ SiO_2 ）となります。この陸上植物に特有な蒸散作用によって葉や茎の表面がケイ質化され、病虫害や過蒸散を抑制する働きをします。またケイ酸のこのような性質は、ケイ酸が高濃度集積しても

過剰害を引き起こさない原因にもなっています。

シリカを骨格物質として利用している放散虫やガラス海綿やケイ藻などにとって、ケイ素が多量必須元素であることは容易に理解できます。水中でケイ酸を吸収濃縮するために、これらの生物はシリカレンマという特殊な膜組織をもっていることが知られています。またケイ藻についてはケイ酸を欠如すると細胞分裂が停止することも認められており、ケイ素の必須性は確立しています。

一方ケイ素含有量が僅かであるにもかかわらず、骨化の初期段階でケイ素が重要な役割を果たしていることを示す状況証拠が得られているヒナドリやラットでは、ケイ素は微量必須元素になっています。

これらに対して陸上植物ではケイ素含有量の高いものでも、ケイ素を生育に不可欠にしているものではありません。しかし植物体内に集積沈着したシリカの保護作用は、自然環境下で植物が遭遇するさまざまな生物的、非生物的ストレスに対して有用に働きます。したがってケイ素は陸上植物の有用元素になっています。

生物体中におけるケイ素の存在場所は細胞質の外側の部分です。そしてその作用は機械的、物理的で、代謝への直接的関与は不明ですが、生物の生存に一定の役割を果たしています。生物はケイ素をケイ酸として吸収し、体内のアポプラスト部分にシリカゲルとして沈積しますが、このようにして生じたシリカは無害です。

生体元素としてのケイ素のこのような特異性(anomaly)は、自然界におけるケイ素の存在形態に由来しています。ケイ素は常に酸素と強く結合していて、シリカあるいはその塩として地殻の大部分を占めています。そして通常的环境下ではイオン化せず分子状のケイ酸として溶けますが、溶解度は低く(2mM)、濃度が高まると自然に重合してシリカとなって溶液から分離します。したがってケイ素集積植物は、ナトリウムを集積する塩生植物のように液胞中に隔離したり、ナトリウムを多量必須元素にしている動物のように体液中のナトリウムを一定濃度に保つ工夫をする必要はありません。

生物のケイ素集積性を支えた環境

ケイ素は環境中に普遍的かつ多量に存在する元素(クラーク数2位 25.8%, 1位は酸素の49.5%)ですが、ケイ素について多いアルミニウム(クラーク数3位 7.56%)と異なり、生理的に不活性で害作用を呈することはありません。このような元素を生物のあるものは積極的に吸収して利用していますが、何故このようなことが起こったのでしょうか。

ケイ素は周期表の炭素族の2番目の元素で、炭素(クラーク数14位 0.08%)とゲルマニウム(クラーク数43位 6.5ppm)の間に位置しています。この三元素はいずれも酸素との結びつきが強く、二酸化炭素(CO_2)、二酸化ケイ素(SiO_2)、二酸化ゲルマニウム(GeO_2)をつくり、水に溶解すると炭酸(H_2CO_3)、ケイ酸(H_4SiO_4)、ゲルマニウム酸(H_4GeO_4)になります。生物が吸収できるのはこれらの酸素酸ですが、ゲルマニウムは存在量自体がごく微量でpollutionなどの特別な場合をのぞき問題になりません。

これら三元素の中、生物に最も関係が深いのはいうまでもなく炭素です。すべての植物は光エネルギーを使って、環境中の炭酸(ガス)を数千倍に濃縮します(植物の乾物当たりの炭素含有率は40~50%)。これに対してケイ素の場合は、ある限られた種類のケイ素集積生物が呼吸エネルギーを使って、これまた数千倍に濃縮します(ケイ藻のケイ素含有率は約20%, トクサ、イネなどでは5~10%)。

これらの生物ではケイ素が高い分、炭素が低くなっており、たとえばケイ藻の炭素含有率は一般の生物の半分の二十数パーセントです。これはケイ素が支持組織に使われる炭素(光合成産物)を大幅に節約していることを意味しており、ケイ藻が海洋プランクトンの中で圧倒的優位を占めている原因の一つになっています。計算によるとケイ素を固定するために要するエネルギーは、炭素を固定する場合の約三十分の一ですむそうです⁶⁶⁾。

一方ゲルマニウム酸はケイ酸と非常によく似た吸収のされ方をします。しかし集積したゲルマニウムはケイ素と異なり毒性を呈するので、ゲルマ

ニウム集積生物は存在できません。

ケイ素集積生物は生物界（なお生物はすべて炭素集積生物です）の一部を占めているに過ぎませんが、そのような形質が淘汰されずに保存されているのは、生物にとって有利であるからです。そしてこれには生育環境が関係します。それはたとえばケイ素集積性をそなえたイネ科植物にみることができます。

イネ科植物は白亜紀の末に現れ、乾燥化が進むにつれて縄張りを広げ、広大な草原（陸地面積の約四分の一を占める）を形成するようになりました。そしてこの草原に、草食性の有蹄類と直翅類の昆虫（バッタなど）が生息するようになりました。このような環境に対処する手段の一つに、イネ科植物はケイ素を利用しています。

植物は基本的に動物に食べられる存在ですが、食べ尽くされてしまわないための工夫をそれぞれしています。たとえば双子葉植物は動物にとって有害な、あるいは動物が忌避するような物質（アルカロイドなど）をしばしば含んでいます。これに対してイネ科植物はこのような化学的手段をとらず、体表面を堅くして摂食しにくくするとともに、分裂組織を双子葉植物のように先端部ではなく根元に内蔵し、地上部を食べられても再生できる体制をとっています。そしてこの中、体を強固にするのに土壌から吸収したケイ素をあてています。

また乾燥に対してイネ科植物はヒゲ根を地中に張り巡らして集水につとめる一方、葉身を細くして葉面からの蒸散を少なくするとともに、ケイ素を用いてクチクラ蒸散を抑える工夫をしています。

イネ科植物のケイ酸含有率が高いことにはこのような意味がありますが、この特性は捕食動物との共進化によって助長されていったことを示唆する研究があります。

タンザニアのセレンゲティ大草原の、草食獣（ヌー）による摂食のはげしい地域の草と軽微な地域の草のシリカ含有率を調査したところ、前者は後者に比べて有意に高いことが判明しました（平均19.6%と11.9%）。また水耕でこれらに対するケイ酸施用（ケイ酸ソーダをSiとして100ppm）の影響をみたところ、生育量は18%増加し、葉は

より直立型になり、またより硬くなりました。つまりセレンゲティ自生のイネ科植物は、草食獣によって摂食されることによってケイ素含有率が高くなり、またより多くのケイ酸を吸収することによって生育が促進されることが分かりました^{67,68)}。

この二つは摂食圧に対抗するのにケイ素が非常に貢献していることを示しています。これに対して摂食者の草食獣やバッタなどの昆虫の方は口器を発達させてゆき、両者はこの草原生態系において長年にわたって共進化をとげてきたと思われまます。また多くの草食獣は、茎葉はたべてもケイ素含有率の特に高い穂は避ける傾向がありますが（穀粒を食用にしているのはノネズミなどの嚙歯類）、これもイネ科草本の存続に幸いしています。

遠い昔（石炭紀）、羊歯植物のあるもの（トクサなど）にあったケイ酸を積極的に吸収する能力に関係する遺伝子がイネ科植物に再び発現し(?)、それが生育環境にマッチしたため、イネ科植物は急速に広がっていったのではないのでしょうか。さらにイネ科植物のあるものは人類によって作物化され、近年になって集約栽培が進むにつれて、そのような環境下（密植、多窒素栽培など）でケイ酸の有用性がより現れやすくなり、ついには施肥されるに至りました。

環境中でのケイ酸の役割

ケイ酸の効用は作物の地上部だけでなく、根圏においても発揮される可能性があります。たとえばケイ酸排除型の作物であるトマトに対しても、ケイ酸添加の効果（あるいは欠如の影響）が水耕栽培で認められる場合があります。ケイ酸を与えてもトマト地上部の濃度は低いですが、根部の濃度は地上部に比べて有意に高くなります。そして培養液のリン酸濃度が高い場合はその過剰吸収を抑え、生育に効果を現す場合のあることが認められています⁶⁹⁾。

このように吸水にともなって根のまわりに濃縮されたゾル状あるいはゲル状ケイ酸が、根の養分吸収に影響し養分バランスを改善する可能性があります。最近注目されているケイ酸のアルミニウム害軽減効果もその一つです。

酸性環境下ではアルミニウムイオンが溶け出し毒性の原因になります。このような時、根や鰓の

表面に集積したケイ酸がアルミニウムと反応して毒性を軽減することが、作物や魚について報告されています^{70,71)}。

今後の問題

わが国が古来主要作物にしてきたイネは、代表的なケイ素集積植物です。そのためイネに対するケイ酸の生理作用についての研究は戦前からありましたが、実用化されるまでには至りませんでした。ところが戦後になって米の増産が急務となる中で、広く分布していた老朽化水田におけるイネの秋落ち現象の改善にケイ酸の効果が認められ、その一方で製鉄工業からケイ酸含量の高い鉍さいが多量に排出される時代になったのを契機にして、鉍さいの肥料化についての研究が行われるようになりました。その結果昭和30年には「ケイ酸肥料」が世界ではじめて公に認められるに至りました。このような状況の下、ケイ酸の研究は農学分野全体を通じて盛んになり、わが国をケイ酸研究の先進国にしました。

これに対して欧米におけるケイ酸研究は生物学分野で活発で、その成果としてケイ素の必須性が1950年代にケイ藻で、1970年代には脊椎動物で証明されました。さらに1980年頃から農学分野でも研究が盛んになり、本年9月にはフロリダで最初の国際シンポジウム“Silicon in Agriculture”が

開催されるに至りました^{注)}。

ケイ素の生物へのかかわりについて、これまでに蓄積されてきた知見は少なくありませんが、植物に関して今後さらに研究されるべき課題としては次のようなものがあげられます。

一つは植物根のケイ酸吸収性の違いについてです。植物にはケイ酸を積極的に吸収するものと排除的に振る舞うもの、さらにはその中間型のあることが現象的に明らかにされていますが、これからはその仕組みの解明が必要となります。たとえば、ケイ酸を積極的に吸収する植物にケイ酸トランスポーターが見いだされることが期待されます。ケイ藻についてはすでにケイ酸トランスポーターの単離やそれをコードする遺伝子について研究が行われており^{72,73)}、その成果は高等植物にも応用されることでしょう。

また同じ種類の植物でも、品種によってケイ酸に対して排除的なものとそうでないもののあること（たとえばカボチャのスーパー雲竜と新土佐）が知られていますが、これらの根の組織構造や細胞壁の性質の違いを詳細に比較検討することも、何がケイ酸吸収の障壁になっているのかを知るのに有効な手がかりになるでしょう。典型的なケイ酸集積植物は、カルシウム特にホウ素含有率が低いという特徴がありますが、これらの三つはいず

招待講演で発表する香川大学農学部の馬建鋒博士、
演題は“Silicon as a Beneficial Element for Crop Plants”



も細胞壁との関係が深い元素であるので、細胞壁の性質の特徴を反映していると思われます。

いま一つは養分の吸収と、その体内における分布や存在形態におよぼすケイ酸の影響についてです。ケイ酸が過剰に存在するリン酸、マンガン、鉄、アルミニウムなどの吸収を抑え、あるいはそれらの体内での害作用を軽減することがいろいろな作物について認められていますが、これらの仕組みについても更に詳しいことが明らかになってほしいものです。(おわり)

注) “Silicon in Agriculture” は1999年9月26日から30日までの5日間、FloridaのLargo Mar Resortで開催された。世界19ヶ国からの参加者94名(内日本12名)、口頭発表21件(内日本2件)、ポスターによる発表39件(内日本6件)であった。Proceedingsは明年Elsevierから出版の予定。なお第2回のシンポジウムは、3年後の2002年に、日本で開催されることになった。

参 考 文 献

65) ケアンズ=スミス著 石川 統訳：生命の起源を解く七つの鍵 152頁 岩波書店(1987)
66) J. A. Raven : The transport and function of silicon in plants . Biol . Rev . **58** , 179—207 (1983)

67) S . J . McNaughton et al : Silica as a defense against herbivory and growth promoter in African grasses . Ecology **66** , 528—535 (1985)
68) M . A . Brizuela et al : Silicon concentration of grasses growing in sites with different histories . Ecology **67** , 1098—1101 (1986)
69) 三宅靖人, 高橋英一, 下瀬 昇 : トマトのケイ酸欠乏症 (1) 日土肥誌 47, 383—390 (1976)
70) K . M . Cocker et al : The amelioration of aluminium toxicity by silicon in wheat (Triticum aestivum L .) : malate exudation as evidence for an in planta mechanism . Planta **204** , 318—323 (1998)
71) J . D . Birchall et al : Acute toxicity of aluminium to fish eliminated in silicon-rich waters . Nature **338** , 146—148 (1989)
72) P . Bhattacharya and B . E . Volcani : Isolation of silicate ionophore (s) from the apochlorotic diatom Nitzschia alba . Biochem . Biophys . Res . Commun . **114** , 365—372 (1983)
73) M . Hildebrand et al : A gene family of silicon transporters . Nature **385** , 688—689 (1997)