

## 「どこまでも大きくなりたい！」 動けない植物の戦略 —植物の地上部の器官形成について—

名古屋大学大学院生命農学研究科 研究員 中川 繭

### 1. はじめに

学習指導要領の大幅な改訂により、高校で平成25年度から開始される新しい科目「生物」では、植物の発生の章に配偶子形成から胚発生に加え、発芽後の器官分化が含まれるようになった。これまでの高校生物では発生とはおもに胚発生を指しており、植物の発生は配偶子形成から受精を経て、胚発生が終了した時点で記述が終わっていた。これは脊椎動物は胚発生の時点で位置情報にもとづいて身体の構造が決定され、胚発生が終了した段階で成体とほぼ同じ器官を備える(胚発生後に新しい器官がつけられない)ためと考えられる。また、動物と植物の違いより、有性生殖など生物としての共通性が強調されていたように思う。しかし、植物と動物の発生は基本理念が全く違い、胚発生以降の植物の発生はおそらく多くの人が思っている以上に動物と大きく異なる。本稿では、新たに加えられた地上部の器官形成を中心に、植物の発芽以降の発生を概説する。

### 2. 植物の発生は死ぬまで続く

植物の発生も動物と同様に胚発生から始まる。被子植物の胚発生は種子の形成として行われ、胚発生が終了した時点でいったん発生を停止する。そして、発芽に適切な条件が来るまで種子は休眠状態となる。種子の中には茎も花もなく、双子葉植物が胚発生を終えた時点で存在する器官は、2枚の子葉、子葉と幼根をつなぐ胚軸、1本の幼根、そして、2つの未分化細胞塊(分裂組織)だけである。したがって、種子から発芽したばかりの幼植物体は、成体に見られる器官をほとんどもたず、発芽後にはじめて、地上部の分裂組織から茎や葉が、地下部の分裂組織から根がつくられる。この分裂組織による器官形成(発生)は植物の一生を通して続く。

成長と発生はよく対で語られるが、成長はおもに増大方向への量的変化を指し、発生はおもに質的变化を指す。したがって、脊椎動物は胚発生の時点で発生がほぼ終了しており、あとは成長を行うだけともいえる。一方、植物はすでにある構造の上に新し

い構造(器官)をつくる発生を行うため、質的にも量的にも大きく変化する。それゆえに、植物の成長は「生長」と書くことで質的变化も含まれることを表してきた(しかし、最近は植物でも成長と書くことが多い)。

また、動物の成長には一定の限度が存在する。どんなに長生きしてもネコはゾウほど大きくならず、尾も分かれぬ。地球上で最も大きな動物であるシロナガスクジラですら体長30m、体重200t程度までしか成長できない。一方、ヨセミテ公園のジャイアントセコイアは樹高80m、総重量1200tをこえるものもあり、屋久島の縄文杉は2500年以上成長を続けている。例えるなら、動物の成長は風船を膨らませるようなもので、形も大きさの限界も決まっている。それに対して、植物の成長はレンガを積んで家を建てるのに似ている。植物は生きていくかぎり新しい器官を積み上げて、神の怒りを買うことのないバベルの塔のように、高く大きくなろうとする。そして、それを可能にしているのは、モルタルのようにながらりと細胞を支える細胞壁である。

### 3. 植物の形は遺伝的要因と環境要因の両方で決定される

植物の成長はレンガを積んで家を建てるようなものと述べたが、この家の形とレンガの積み方は遺伝的要因と環境要因の両方によって決められる。同じ種であれば個体全体のシルエットや枝分かれのパターンは同じである。数千年生きるといわれているバオバブはどんなに大きくなろうと徳利のようのでっぴりとした幹と冠のような枝をつくり、盆栽のウメは30cmに満たなくともうねるような美しい枝ぶりを示すように、種の基本的な構造は遺伝的に決められている。水墨画に描かれたウメとサクラを私たちが見分けることができるのも、枝ぶりやシルエットが全く違うからである。

一方で、植物はそれぞれの環境に応じて枝を伸ばすタイミングや枝の長さ、葉や花の数を変える。そのため、全体で見れば種の特徴を備えているが、たとえ遺伝的に完全に同一であっても全く同じ形の個

体は存在しない。

わかりやすい例として、ソメイヨシノをあげよう。開花宣言の指標にも使われているこのサクラは、江戸時代に偶然つくり、自家不和合性をもつことから接ぎ木によって増やされた。したがって日本中に存在するソメイヨシノはたった1本の樹から増やされたクローン植物であり、遺伝的には完全に同一である。私たちは花見に行き、その白い花や傘状の樹形を見てソメイヨシノを認識することが出来るが、長い桜並木の中に全く同じ形をしている樹は存在しないことに気づくだろう。

### 4. 植物は繰り返し構造をもつ

動物は1つの個体もつ器官の種類は多いが、個々の器官の数は少ない。例えばヒトを含む脊椎動物は眼をはじめとする多くの重要な器官を左右の2個しかもたず、心臓はたったの1個である。これらの器官のほとんどは胚発生の時期に形成され、成体になってから新たにつくられることはない。一方植物は、器官の種類は少なく、その体制は根・茎・葉のみからなるが、個々の器官の数はきわめて多い。そして、その多量の器官はすべて発芽後、つまり胚発生以降に形成される。

それでは、植物の発生は具体的にはどのように行われているのだろうか。植物の地上部はすべて、茎頂分裂組織またはシュート頂分裂組織とよばれる未分化の細胞群(幹細胞)からつくりだされ、その発生は葉・茎・芽からなるユニットの繰り返し構造をとる(このユニットを「ファイトマー」とよぶ(図1))。この繰り返し構造が植物の発生の大きな特徴であり、植物は環境に応じてファイトマーの形や繰り返しの回数を変えるため、同じ種であっても異なる形状を示す。

植物の地上部の発生は、アニメーション映画の「つみきのいえ」に出てくるおじいさんの住む家とよく似ている。この映画では、海面の上昇に伴い部屋の上に部屋を建て増すことで高くそびえる家をレンガでつくるようすが示される。結婚(受精)をきっかけに建てられた家の部屋1つ1つがファイトマーであり、海面の上昇の早さや家族の増減によって、新たな部屋を建て増すタイミング・部屋の大きさ・形が変わっていく。しかし、床と壁と屋根という部屋を構成する基本構造は変わらない。そして、人が住まなくなった家は新たな部屋を重ねることなく成長を停止する。

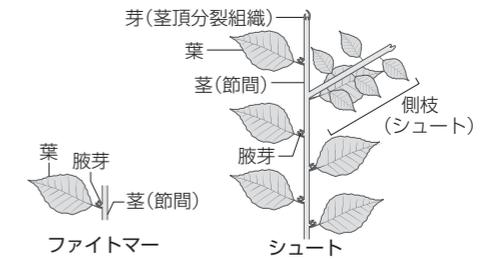


図1 ファイトマーとシュートの模式図

### 5. 植物の地上部はシュートでできている

「つみきのいえ」ではレンガを積むのはおじいさんだが、植物では茎頂分裂組織が地上部のすべての器官をつくりだす。最初の茎頂分裂組織は胚発生の時期に形成される。成長するにつれ、新たにつくられた葉のつけ根にも分裂組織が形成され、枝分かれが生じる。茎頂分裂組織からは茎と葉がつくられ、1つの茎頂分裂組織から生じた茎と葉をまとめて「シュート」とよぶ(図1)。基本的に種子植物の地上部はシュートだけでできている。花を構成するがくや花弁、おしべ、めしべは葉が変形したものである。

茎頂分裂組織が茎を伸ばさずに自分のつくりだした葉に囲まれた状態のシュートを「芽」という。葉や枝をつける芽を栄養芽といい、花をつくる芽を花芽とよぶ。芽という言葉はこれから大きくなるものという意味をもつことから、小さいものをイメージすることが多いだろう。しかし、芽は小さいものばかりではない。例えば、キャベツやハクサイなどの結球性葉菜類はすべて巨大な芽である。キャベツを縦切りにしてみるとよくわかるが、私たちが芯とよぶ固い部分は茎であり、その先端に小さな茎頂分裂組織が存在し、それを囲むように葉が生えている。また、葉のつけ根の内側には小さな芽(腋芽)が確認できる。ムラサキキャベツや球の巻きがゆるい春キャベツは特に腋芽がわかりやすいので、ぜひ観察してみてください。

芽は茎が伸長していないシュートだが、シュートの茎が伸長すると「枝」になる。枝を伸ばすタイミングは環境に大きく左右され、多くの植物が寒くて暗い冬には芽の状態で生育に良い季節が来るのをじっと待つ。枝につく葉のつけ根には腋芽が形成され、その芽が伸びて新しい枝をつくる。その枝に葉がつくられるとそのつけ根にはまた腋芽が形成され、次の枝分かれのもとになる。新しい枝はもとの枝と同じ形を示すため、植物はフラクタル構造をとること

になる。また、新しい枝の伸長により生じる枝分かれのパターンも遺伝的な規則性をもつ。和紙の原料となり春告花として黄色い花を咲かせるミツマタは、その名の通り三叉に分かれる特徴的な枝分かれパターンをもっており、それが樹形や草姿を決定する。

## 6. 葉のつき方には一定の規則性がある

葉は茎のまわりに一定の角度を保って配列する。この葉の配列またはその配列をもつ枝を葉序といい、葉序は互生、対生、輪生などに分けられる。茎に葉がついている部分を節とよぶ。アサガオやヒマワリのように1つの節に1枚の葉がつく配列形式を互生葉序といい、この多くがらせん状に葉をつける。互生葉序の隣接する葉の間の角度(開度)はさまざまであるが、フィボナッチ級数から1つおきに分母と分子とを採った数列で表せることが多く、古くからシンパー・ブラウンの法則として知られてきた(図2)。

<フィボナッチ級数> 1, 2, 3, 5, 8, 13, 21 …

<シンパー・ブラウンの法則>  $\frac{1}{2}, \frac{1}{3}, \frac{2}{5}, \frac{3}{8}, \frac{3}{14}$  …

図2 フィボナッチ級数とシンパー・ブラウンの法則

このように葉のつき方(葉序)は単純な数式で示せることから、葉のつく場所がどのように決定されるのかについては生物学者のみならず、数理学者も興味をもち、これまでにさまざまな説があげられてきた。しかし、どれも仮想をこえるものではなく一長一短であり、決め手に欠ける状態であった。その中で最近、植物ホルモンの1つであるオーキシンの植物体内の流れによる葉序の決定というコンピューターシミュレーションから、説得力ある研究結果が示された。この説では、茎頂分裂組織の細胞分裂とオーキシンの極性輸送のパラメーターを微妙に変えることで、さまざまな開度の互生パターンのみならず、対生(1つの節に2つの葉をつける)や輪生(1つの節に3つ以上の葉をつける)など、さまざまな葉序のパターンを生み出すことができることから、説得力のある説の1つとして多くの研究者に受け入れられている。

葉のつき方は種によって遺伝的に定められた規則性をもつが、環境の影響も受ける。例えば、育ち盛りのトマトは1日に約1個の葉をつくるが、暗い所に長い間置いておくと、茎頂分裂組織のオーキシ

量が減り、葉がつくられなくなる。光がない時に、コストをかけて光合成器官である葉をつくるのは得策ではないと考えているのかもしれない。

## 7. 花はシュートが変形したものである

被子植物の花は、がく、花弁、おしべ、心皮(めしべ)の4種類の器官から構成される。多くの植物で複数の心皮が合体してめしべを形成する。古くから、これらの花器官は葉が変形したもので、つまり花はシュートが変形したものであると考えられてきた。文豪としても自然科学者としても知られるゲーテは『植物変態論』(1790年)の中で詳細な観察をもとに、花は葉の変形したものであると提唱している。

花は葉をつける通常のシュートに比べ茎の部分が非常に短く、器官と器官の間がつまっております。がく、花弁、おしべ、心皮(めしべ)が外側から花の中心に向かって、4つの同心円状に位置する。1990年代に、花器官がホメオティック変異とよばれる形態異常を示すシロイヌナズナやキンギョソウの突然変異体を用いた研究から、花器官の形成と並び順が3種類の遺伝子(ABC)によって決定されていることが示された。このしくみは被子植物全般に共通する花の形態形成の基本モデルと考えられており、ABCモデルとよばれ、広く受け入れられている。

ABCモデルでは、同心円状に配置される4つの花器官の領域を外側から領域1, 2, 3, 4と定義する。ABC遺伝子はそれぞれ隣りあった2つの同心円領域ではたらき、その結果、次のような花の構造がつくられる(図3)。

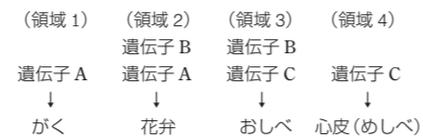


図3 ABC遺伝子と花の構造

A遺伝子とC遺伝子は互いにその機能を抑制しあうため、A遺伝子が失われるとその領域でC遺伝子が、C遺伝子が失われるとその領域でA遺伝子が発現する。このモデルは当初、突然変異体の観察のみから考えだされたが、ABCに対応する遺伝子が単離され、分子遺伝学的にも妥当であることがわかった。

さらに、ABC遺伝子がすべて失われた変異体は花器官が葉になることから、花を構成する4つの器

官はすべて葉が変形したものであることが実験的に証明された。しかし、単離されたABC遺伝子をさまざまな組み合わせで発現させても、葉を花器官に変えることはできなかったため、ABC遺伝子だけでは花をつくるには不十分であることもわかった。その後、領域2, 3, 4で特異的にはたらく別の遺伝子(E遺伝子)を葉でABC遺伝子とともに発現させると、葉が花器官に変形したことから、E遺伝子が花器官の形成に必須であることが示された。

ゲーテが花は葉であると提唱してから約200年経って、茎頂分裂組織がつくりだすシュートの葉から花への転換はわずか数種類の遺伝子の発現の組み合わせで決定されることが明らかになったのである。

## 8. ABCモデルはさまざまな花の構造に対応する

私たちが最も身近に目にするABC変異体は、ヤエザクラやバラなど、C遺伝子が失われておしべやめしべが花弁やがくに変った、いわゆる八重咲きとよばれる植物だろう。シロイヌナズナのC遺伝子が欠損した変異体は *agamous* と名づけられたが、これは古代ギリシャ語で「生殖器官がない」という意味である。このように、C遺伝子がなくなるとおしべとめしべがつくられないため、種子をつけて次の世代を残すことができない。しかし、偶然生まれた八重咲き変異を人は栽培種として大切に守って来た。太田道灌のエピソードで有名な兼明親王の「七重八重花は咲けども山吹の実の一つだに無きぞあやしき」(後拾遺 1154)という歌は、平安時代にはすでに、八重咲きの花が種子をつけないこと、八重咲きがC遺伝子が失われていない野生種(この場合はヤマブキ)と同じ種であることを当時の人が理解していたことを表している。

ゲーテは『植物変態論』の中で「一重の花が八重の花に変わるのはい、花糸と葯の代わりに花弁が発達する場合である」と述べている。これはまさにABCモデルが証明したことであるが、さらにゲーテは「これらの花弁は形態と色が花冠の残りの花弁と完全に同じであるかその起源の目に見えるしるしを帯びている」と続ける。ツバキやサクラを見ても、八重咲きの花のすべてが完全におしべとめしべを失っている訳ではなく、おしべのみが花弁または花弁のような器官に変わっているものは少なくない。

このような花は領域1と2だけでなく3でもA遺伝子がはたらいているが、領域4ではC遺伝子が発現しておらず、A遺伝子は発現していないと考えられる。また、ユリやチューリップのように形態的にがくと花弁の区別がつかない花では、領域1と2でA遺伝子とB遺伝子の両方が発現していることがわかっている。このように、ABCモデルは少し修正を加えることで、さまざまな花の構造に対応することができる。

しかし、ABCモデルだけで花の構造が完全に説明できる訳ではない。ABCモデルでは花器官は同心円状に配置されることを前提としているが、被子植物では花の器官はそれぞれ2または3や5の倍数になることが多く、その数は科や目で共通している。例えば、アブラナやキャベツ、シロイヌナズナなどの十字花科は2の倍数、チューリップやスイセンなどのユリ目は3の倍数、サクラやヤマブキなどのバラ科やピーマンなどのナス科は5の倍数が基本になっている。したがって、シュートが花になると器官の間の茎が短くなるだけでなく、対生または輪生に変わることになる。しかし、器官のつき方が葉と花でどう変わるのかは全くわかっていない。興味深いことに被子植物の進化の初期に位置すると考えられているモクレン科のハクモクレンは花器官が同心円状ではなくらせん状に存在し、おしべとめしべの中間的な器官をもつ。したがって、花器官の同心円構造は比較的最近取り入れられた形質と考えられる。

## 9. おわりに

外に出てヒト以外の動物を見ないことはあっても、植物を目にしない日はない。にもかかわらず、多くの人々にとって植物は景色の一部にすぎず、植物は動かないから面白くないという人までいる。しかし、少し意識して見れば、植物がダイナミックな変化をしていることに気づくだろう。本稿が植物の日々の変化に気づく助けになれば幸いである。

より詳しく植物の形態を学びたい人におすすめのwebサイト  
<http://www.fukuoka-edu.ac.jp/~fukuhara/keitai/index.html>  
<http://www.biol.tsukuba.ac.jp/~algae/BotanyWEB/top.html>

### 参考文献

原襄『植物形態学』(朝倉書店 1994)  
 木村直司編訳『ゲーテ形態学論集・植物篇』(筑摩書房 2009)  
 塚谷裕一・荒木崇編著『植物の科学』(放送大学教育振興会 2009)  
 原著論文は割愛させていただく。