

植物の形はどのようにして決まるのか

加 藤 尚 子

はじめに

私は、これまで細菌ウィルスであるバクテリオファージの形態形成について研究をしてきた。ファージは種々のたんぱく質が集合して独特の形を造っている。その形はそれを構成するたんぱく質の性質により決まる。ファージの遺伝子の突然変異により、少したんぱく質の性質が変わると大きな形の変化となることがある。しかし、ウィルスの形は限られており、球形か、円筒形かのどちらかである。種々のたんぱく質がどのように働いてファージの構造を造るのかを明らかにしてきたのであるが、この研究から一歩進んで真核生物の場合はどうなのだろうかということに興味を持った。近年遺伝子操作技術の開発によって真核生物の研究が大きく発展してきている。多くの知識が蓄積されている状況で動物や、植物の形がどのようにしてできるのかと言う問題も日々明確になってきている。私は、多くの突然変異体が分離され、国際的にそれらの種を配布してくれる研究支援体制のととのっている双子葉植物のシロイヌナズナを材料にして、植物の形がどのようにしてできるのか、どういう遺伝子にそれは支配されているのかについて研究を始めた。ここでは、まず今まで得られている広くこの研究に関する知識を整理して、シロイヌナズナの形の研究により何を明らかにしたらよいのか、取っかかりは何なのかについて述べてみようと思う。

細胞の構造²

生物は原核生物と真核生物の二つのグループに分けることができる。その違いは生物の体の基本単位である細胞の違いである。真核生物の細胞は核膜に包まれた核構造を持っているが、原核生物は核構造を持っていない。核の中には遺伝子である DNA と DNA に結合しているヒストンと言うたんぱく質が含まれており、核構造が遺伝子の収納庫の役割をしていることがわかる。原核細胞の遺伝子 DNA はむき出しの状態では細胞の中に散在している。核の有る無し

が原核生物と真核生物の名前の由来になっているが、この二つの細胞は核の有無だけでなく他にも違いがある。真核生物の細胞には細胞小器官と呼ばれるミトコンドリア、ゴルジ体、小胞体、葉緑体(植物)などを含んでいるが、原核細胞にはそのようなものを含んでいない。原核生物は単細胞で存在しているが、真核生物は単細胞の生物もいるが、多細胞の生物が多様な進化をとげている。なぜ真核細胞だけが多細胞生物になるのかについてはよくわかっていない。原核生物は非常に速く増殖するので多細胞にならなくても十分に生き延びられたのだろう。

真核生物は30億年を経て非常に多様な進化を遂げ、多くの種類の生物をつくりだしてきた。しかし、その細胞は動物界、植物界とで、細胞構造、生化学的性質ともに一様である。このことは動植物界の進化の出発点となったと思われる、先カンブリア紀のべん毛虫の時点で、細胞構造は既に完成の域に達していたと思われる。それゆえ、進化は細胞の特性の変革によるのではなく、細胞の分化と分業を伴う多細胞体制をつくりだすことによって成し遂げられたのである。

細胞構造が比較的一様であるということは、細胞の機能が比較的一様であることを意味している。真核細胞においては、物質代謝、エネルギー代謝、情報伝達など、多くの過程がよく似ている。しかし、高等動植物の間には、重要な違いがいくつかある。植物細胞には、細胞壁、液胞、葉緑体があるが、動物細胞にはそれらが無い。これらの違いは動物と植物の形、生活様式の違いに結びついている。

真核細胞の一様性と生物体の多様性

先に述べたように真核生物という一つのグループ内では、非常に多様な生物が進化した。細胞はほとんど一様な生化学的性質と構造を備えている。動物界と植物界とで、細胞構造がこのように一様であるということから生物の多様性は細胞の分化によってなされていることがわかる。分化と特殊化の過程で生じた、同一生物の細胞間の際立った違いと比べれば、動物細胞と植物細胞との間にはほとんど違いは存在しない。例えば、同一生物の肝臓細胞と神経細胞の違いと比べれば、動物細胞と植物細胞の違いはほとんどないのである。

それでは、このように多様な高等真核生物の体はどのようにしてできるので

あろうか。生物の体は一つの受精卵から始まる。一つの受精卵からいろいろな構造、機能を持った細胞から構成された器官を持つ個体ができるということは、受精卵がこれらの細胞分化に必要な遺伝情報を持っていることを意味している（全能性）。受精卵も一つの細胞であるので、全ての生物の細胞は細胞から造られるというのが生物学の基本となっている。受精卵は細胞分裂を繰り返して膨大な数の細胞ができる。この細胞の増殖過程の中で細胞分化が起り、個々の生物の形ができるのである。一つの受精卵から増殖した細胞は、細胞分裂の様式からして全て同じ遺伝子組成を持っていることになる。

同じ遺伝子を持っていながら異なった構造、機能を持つ細胞がなぜできるのであろうか。二つの可能性が考えられる。一つは、細胞分化の過程で、不必要になった遺伝子がどんどん捨てられてしまい、特殊化した細胞に必要な遺伝子だけが残るために同一生物の細胞にもかわらず、非常に異なった様相を呈するようになるという可能性である。もう一つの可能性は、細胞分化に必要な遺伝子だけが発現し、不必要な遺伝子は発現を押さえられているだけで、各々の分化した細胞は受精卵と同じように全ての遺伝子を持っているというものである。植物では、昔から挿し木や挿し葉など植物の体の一部から新しい個体をつくりだすことが行われており、このことは植物体を構成している細胞が受精卵と同じように全能性を持っていることを示している。すなわち、分化した細胞の遺伝子は失われておらず、遺伝子の発現が押さえられているだけであることがわかる。このことは挿し木ができない植物でも細胞を未分化の状態に戻す（カルスにする）ことにより再分化して植物体にすることができることから証明されている。動物においては、植物のように体の一部から動物を再生することはできない。動物では、成体の器官に分化した細胞の核を、核を除いた未受精卵に入れて、卵割を起こさせ成体にまですること（クローン³を造る）に成功している。このことは分化した細胞の核には受精卵と同じように全ての遺伝子を含んでいることを示している。

以上のことから多細胞生物が分化して多様な形を造る過程は、細胞増殖をしながら、次々に分化していく過程であり、それは次々に特定の遺伝子を発現したり、発現を押さえたりする過程であるということが出来る。この細胞分化と形態形成の過程を述べる前に、植物の形はどのように構成されているのかについて次に述べる。

植物の形⁴

植物の地上部は、概して言えば棒状の部分に複数の平らなものが繰り返しく外形を持ち、地下部は棒状の部分が繰り返される外形を持つ。これに対して、動物の外形は球状に近く、移動しやすい形である。この外形の違いは植物が地に根差して空気中に葉を広げて光合成をして生活しているのに対して、動物は食べ物や異性を求めて動き回る生活をしていることを反映している。

植物の器官には根と茎と葉がある。根は普通、植物体の地下部にあって、地上部を支え、水や無機塩類の吸収を行う。茎は普通、植物体の地上部にあって、地上部を支え、物質の通道に役立つ。葉は茎のまわりに規則的に配列し、平らな形を持っており、光合成を行う。根、茎、葉は植物の基本的な器官であり、一つの個体は多数の根、茎、葉を持っている。この点は動物と異なり、植物は器官の種類は少ないが、個々の器官の数が非常に多いことが特徴である。すなわち、植物は繰り返し構造を持つということが出来る。それでは、これらの構造はどのようにしてできてくるのだろうか。

種子植物の発生⁵

種子植物の発生では、種子における初期発生と呼ぶべき胚発生（種子ができるまで）と、発芽後に頂端分裂組織における後期発生（植物体の成長過程）とでも呼ぶべき発生過程の2つに分けられる。胚発生では、子葉、胚軸、根が決定され、葉、茎、花などは、つうじょう頂端分裂組織に由来して後期発生する。図1に胚と成体植物を示す。シロイヌナズナの胚は二つの大きな子葉とその下に子葉を支える胚軸を持つ(図1 a)。子葉基部の間にある小丘部には茎頂分裂組織と呼ばれる分裂組織があり、将来植物の一生を通じて新たな成長の源となる細胞群である。胚軸のもう一つ端には根端分裂組織ができる。この分裂組織によって根の継続的な成長ができる。その他により一般的な分裂組織である基本分裂組織と、運命の決まった分裂組織として、前表皮と前形成層がある。

種子に含まれる貯蔵養分を使って、茎頂分裂組織と根端分裂組織にある細胞が活発に分裂を繰り返し、種子は発芽する。貯蔵栄養分が減り始めると、発芽した茎頂では茎頂分裂組織から新たな葉が造られ、これが光合成を行って自分自身の栄養を生産するようになる。そして根端分裂組織の細胞分裂も盛んに起こり、根を地中深く伸ばしていくのである。

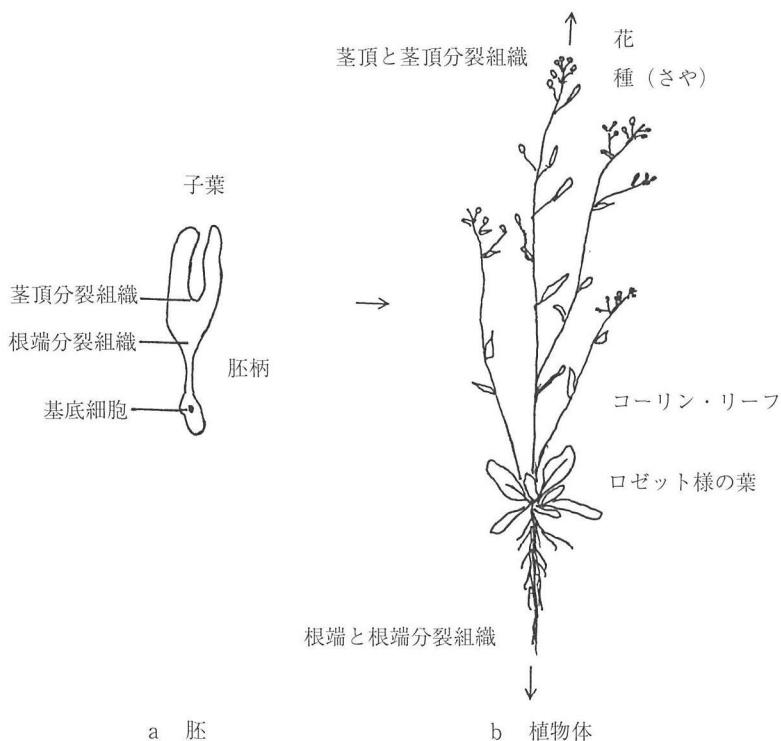


図1 シロイヌナズナの胚と植物体

植物の丈を伸すことを一次成長と言い、植物の胴回り、すなわち太さを増すことを二次成長という。つまり、茎頂分裂組織および根端分裂組織における体細胞分裂によって生み出された細胞が長さを増し、成熟するときに一次成長が起こる。一次成長で特異的につくられる物の中に葉、若い根、シュート(新しい枝を含む)、葉、および花がある。二次成長は樹木に見られるが、大部分の単子葉類と短命の双子葉類の多くは一次成長だけを示す。

1) 根茎

根には、根端とその上部で成熟しつつある部分の二つの領域が含まれる。根端は一次成長の進行している部分であるのに対して、その上の成熟しつつある部分では二次成長が起こっている。根端の特徴は、根端分裂組織の活動が著しいことである。根端分裂組織には無数の小さい未分化の細胞が含まれていて、

これらが絶えず分裂しながら、前表皮、基本分裂組織、そして前形成層へ細胞を供給している。

2) シュート系

根端の場合と同様に、茎頂における成長も植物の一生を通じて起こる。新しい組織が頂端分裂組織から生じ、茎の成長がもたらされる。しかし、茎は、葉、枝、花のような構造をつくる点が根と異なっている。

茎頂分裂組織はやや半球状の形をしており、分化しつつある組織を後ろに残しながら、伸びていく。それらは、葉の元になる葉原基と、枝をつくりだす芽の元になる側芽原基である。葉、腋芽、および茎を単位とする節の繰り返して植物体の地上部はなっている。

図1に示すように植物の形は茎頂と根端にある分裂組織より供給される細胞が分化することにより成長しながら形成されることがわかる。植物は細胞壁を持ち、発生様式が積み重ね方式となっている点が動物とは異なっている。植物の場合は、細胞分裂で増えた細胞はそのままその場にとどまり、例えて言えば次々とれんがを積み上げて形をつくっていくようなものである。動物の場合は、増殖した細胞の塊が形態形成運動をしながら形がつくられていき、例えて言えば粘土のかたまりを伸したり、折り曲げたり、削ったりして形を作り上げるようなものである。すなわち、植物の場合細胞分裂の結果できた細胞はその場を動けないので、細胞分裂がどの方向で起こるかが形を決めることになる。薄囊シダの若い配偶体は通常の光条件の下で、糸のような原糸体から薄い平らな前葉体ができる。ところが、暗所か赤色光下では細胞は糸状に連なった構造になる。平らな構造は縦、横の両方向の細胞分裂が起こらなければできない構造であり、糸状の構造は縦方向のみの細胞分裂が起こったことを示している²。

植物の極性

生物の形がどのようにして決まるかを理解する上でもっとも重要なことは、極性があるのかどうか、もしあるなら極性軸がどの方向に向いているのかを知ることである。

植物の体を全体的に見ると大きく地上部と地下部に分けられる。すなわち、

地面を境にして上下に両端成長している。この根と茎の極性は非常に安定であることが Vochting によって記載されている。葉を取り除いたヤナギの当年枝の切片を上向きに置いて、下向きに置いて、いつも形態上の先端部からシュートが、そして基部から根が再生した。ヤナギの小枝を幾つかの断片にしても先端部からシュートが、基部からは根が再生した。すなわち重力の方向に関わらず極性は植物体の内因性の要因によって決ま²っていることがわかる。

普通高等植物の根とシュートの間の基本的な極性は胚囊中で接合子が最初に分裂する際に決められる。すなわち、最初の非対称な細胞分裂により決められる。図 1 a に示すように、胚の子葉の間にできる茎頂分裂組織と、幼根の先端近くにできる根端分裂組織により植物は両極への成長をするのである。

植物の発生と分化

オシダの一種 *Driopteris filix-mas* の若い配偶体は通常の光条件の下で、糸のような原子体から薄い平らな前葉体へ急速に移行するという特徴を持っている。この正常な発生は若い配偶体が十分な青色光を受けたときのみにかかる。暗所と赤色光の発生はよく似ていて、細胞は糸状に連なる。これと反対に、青色光は明所と同じで、平面的な正常な前葉体がつくられる。暗所や薄暗いところでは、糸状の構造をして、早く光の方向に伸びるのが植物の生存にとって有利である。十分な光の下では光合成をして平面の構造をつくることができるからである。糸状の構造は縦の方向のみに細胞分裂が起こったことを示し、平面の構造は縦と横と斜めの方向に細胞分裂が起こったことを示している。このように、植物の形態形成は細胞分裂がどの方向に起こるかによって細胞の形が決まる。動物は動かなければならないので、複雑な構造をしており、従ってその形も複雑で、その形を作るためには植物のように単に細胞分裂の方向を変えるだけの、細胞を積み重ねていく方式ではできないのである。動物では、細胞分裂で増えた細胞は自由に動き回って、器官特有の形を形成していくのである。

前に述べたように、植物の成長はシュートの栄養茎頂と根の根端にある分裂組織によっている。これらの一次分裂組織は胚的な組織から直接発達したものである(図 1)。茎頂分裂組織で分裂してできた細胞は、分裂と成長の過程で各々その形、機能を持つ最終の位置に置かれる。すなわち細胞は分化する。問題は、細胞は分裂組織の中で既に各々異なっているのかということである。遺伝的に

異なったものどうして接ぎ木する実験で、同じ分裂組織の中の非常に似た位置の細胞が実にさまざまな組織を形作り、又異なった運命を持つことが知られた。この事実は分裂組織では細胞の運命は決まっていないことを示唆しており、又植物の細胞の運命はその細胞の起源によってではなく、植物体の中にある位置によって決定されるという Vochting (1898) の意見を確証している。

最近、シロイヌナズナの根の細胞をレーザーで壊すことにより、将来その細胞⁶になるべき組織がどのようなものになるのかを追った実験が行われた。根の細胞の分化はその細胞の位置によって決まっているが、その細胞が壊されるとその近くにいる異なった運命をもつ細胞が、死んだ細胞の代わりになることができることが示された。すなわち、細胞の運命を決定しているのは、その細胞の占めている位置であるということが示された。

Tran Than Van は小さな移植片からの再生を研究した。タバコのシュート軸から組織片を切り出して、オーキシシンとカイネチンが入った寒天培地で培養した。その結果わかったことは再生されたものは、元の組織と同じものであった。すなわち、細胞や組織が一度決定づけられた方向は再生中も持続されている⁷ということである。

細胞が自分の位置をよく認識して分化していくということは、細胞間のコミュニケーションが成り立っているということを意味している。植物の形態形成はいろいろな遺伝子が関与していることがわかってきているが、それらの産物がどのように細胞に伝えられ、そしてそれに反応した次の遺伝子がどのように調節されるかが今研究されているところである。

植物の形態形成には、植物ホルモンも大きな役割を果たしている。植物の成長と関連しておうまかな形は植物ホルモンにより決定され、小さな部分の詳細はそれに関する遺伝子群の連携により決定されると考えられる。

茎の形成

図1bはシロイヌナズナの成体の絵を示している。シロイヌナズナは、成長初期には茎の節間が伸長せずに普通葉が次々として出て、ロゼットとなる。長い茎は増殖成長期には見られず、生殖成長期に入ると、花芽を持った花茎が長く伸びて、茎の形状を示す。

シロイヌナズナの茎形成を Haughn らにより提出された、メタマーによって

模式的に示すことができる。図2に示すように、茎の伸長が起こらずロゼット葉のみを形成する節を一型メタマーと呼ぶ。この時期までが増殖成長期である。生殖成長期に入ると、茎の伸長が起こり、茎生葉 (cauline leaf) を持った節が数個続く (二型メタマー)。茎の伸長が続き茎から直接花芽を分化する (三型メタマー⁸)。

植物の茎の形成がどのような遺伝子によって制御されているかを研究するためには、茎の形成が変異した突然変異体を多くとって、関与遺伝子を知らなければならぬ。現在多くの変異体が分離されているが大きく分けると次のようになる⁹。

茎の変異体として、縦方向と横方向のものが得られている。

- (1) 主として縦方向と思われる花序伸長の欠損
- (2) 花序の太さなどの変化した横方向の欠損
- (3) 枝分かれが多くなった花序形成の欠損
- (4) 花が咲かずに葉が繁茂する花序形成の欠損
- (5) 背が異常に低いが植物体の形は全体的に小さくなっているだけで正常なもの (dwarf)
- (6) 植物ホルモンの異常で茎が伸長しないもの

花序伸長の変異体

シロイヌナズナで植物ホルモンのジベレリン生合成ができない *ga1*、*ga2*、*ga3*、*ga4*、*ga5* 変異体は、全体的に植物体が矮小化する。またオーキシンの生体内代謝、あるいは生体内情報伝達経路の欠損と思われる突然変異体、*axr1*、*axr2*、*aux1*、*aux2* などでも矮小植物体となる。

acaulis 突然変異体では、メタマーの各成分がなくなった変異体が見られる。*acaulis1*、*acaulis3*、*acaulis4* では、二型、三型の伸長に欠損があった。*acaulis2* は、下の方 (発生の早い時期) の欠損があるが、上 (発生の遅い時期) にいくに連れて欠損の程度が緩和される。すなわち二型メタマーの伸長に欠損がある。三型メタマーに欠損があると思われる変異体は、花芽を数個形成し、それらは種子まで成熟するが、その部分の節間はロゼット部分と同程度しか伸びない。

Feldman らは、*dwarf1*、*dwarf2*、*dwarf3*、*dwarf4*、*dwarf5* の突然変異体

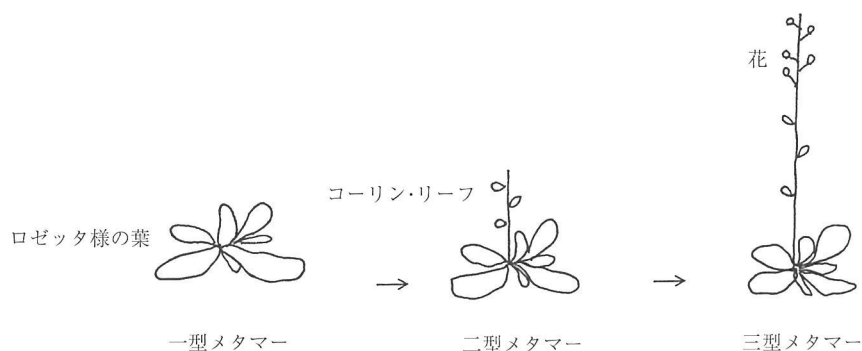


図2 シロイヌナズナのメタマー

を分離した。これらの変異体では、植物の胚軸、花茎の伸長が著しく短くなり、ロゼット部の普通葉は濃緑色で小さく、葉柄は非常に短い。¹⁰最近 dwarf7-1 が分離され、今まで得られている dwarf とは異なる位置にマップされた。¹¹dwarf7-1 は成長促進作用をもつブラシノステロイドの生合成のどこかの過程の欠損であることが示された。二型メタマーの伸長が著しく阻害され、三型メタマーの伸長も野生型に比べれば少ない表現系を示す。

私は枝分かれについて興味があったので、シロイヌナズナを使って枝分かれが野生型と異なっている突然変異体を分離した。シロイヌナズナは図2のように、一型メタマーのロゼット様の葉の部分から花茎を伸長する。野生型では普通数本の花茎を持つのに対して数十本の花茎を出す変異体が多数分離された。多数の花茎を出すか細いかよわな花茎になり、植物にとっては生存上不利になることなので、野生型では、そういうことにならないように最初に出た茎の頂点が次の茎の成長を押さえている（頂点優勢）。

もう一つの変異体は、花茎が分枝するのは図2のように主軸に対して1回が普通であるのに対して、何回も分枝を繰り返して非常に葉が繁茂した表現系を示し、結果花の形も正常でなく、花卉の形成がなく、雄ずいの形成も正常でないので種ができない。花はそもそも、葉が変化したものであるもので、花の形成が起こらない結果として花芽がシュートの芽になったものと理解できる。分枝が頻繁に起こる変異体は2種類に分けられ、分枝した茎は次の分枝間でもよく伸長し、結果として植物体の丈が大きくなるものと、余り伸長しない間に、

次の分枝が起こり、その茎に多くの葉をつけるので葉が非常に繁茂した、背の低い表現型になるものがあった。シロイヌナズナの伸長した茎は、花をつけるための花茎であるはずなので、花をつけずに葉ばかりつけるということは、花序の形成の欠損と理解できる。そして、前者は花芽の形成が阻害され、結果シュートができたものと思われる。前者では茎の伸長がみられるのに、後者では見られないということは興味深い。後者はロゼット様の葉と同じように支配されているのかもしれない。

おわりに

これまで植物の形態形成の問題を考えるにあたって、今まで得られている知識を整理し、その過程でどのように研究を進めていったらよいのかについて述べてきた。今後はこれらの突然変異体を使って、再分化の系において植物の形を各々の遺伝子がどのように支配しているのか、環境(光、温度、重力など)の影響はどのように関係するのかについて研究していきたいと思っている。

引用文献

- 1 加藤尚子(1994)バクテリオファージ T4 の頭部形態形成 大谷大学研究年報 第44集
- 2 Mohr, H., and Schopfer, P. 網野真一ほか訳(1998)植物生理学 シュプリンガー・フェアラーク東京
- 3 Wilmut, I., Schnieke, A. E., McWhir, J., Kind, A., and Campbell, K. H. S. (1997) Viable offspring derived from fetal and adult mammalian cells. *Nature* **385**, 810-813.
- 4 原 襄(1994)植物形態学 朝倉書店
- 5 Wallace, R. A., King, J. L., and Sanders, G. P. 石川統ほか訳(1991)現代生物学(上) 東京化学同人
- 6 van den Berg, C., Willemsen, V., Hage, W., Weisbeek, P., and Scheres, B. (1995) Cell fate in the Arabidopsis root meristem determined by directional signalling. *Nature* **378**, 62-65.
- 7 Tran Tran van, M. (1973) *Planta* **115**, 87-92.
- 8 Hultz, E. A., and Haughn, G. W. (1991) *Plant Cell* **2**, 771-781.
- 9 米田好文、鳥居啓子(1994)茎の形成の遺伝的制御 “植物の形を決める分子機構” 植物細胞工学シリーズ 1 秀潤社 34-40
- 10 Medford, J. L., Behringer, F. J., Callos, J. D., and Feldmann, K. A. (1992) *Plant*

Cell **4**, 631-643.

- 11 Choe, S., Noguchi, T., Fujioka, S., Takatsuto, S., Tissier, C. P., Gregory, B. D., Ross, A. S., Tanaka, A., Yoshida, S., Tax, F. E. and Feldmann, K. A. (1999) The *Arabidopsis* *dwf7/ste1* mutant is defective in the Δ^7 sterol C-5 desaturation step leading to brassinosteroid biosynthesis. *Plant Cell* **11**, 207-221.