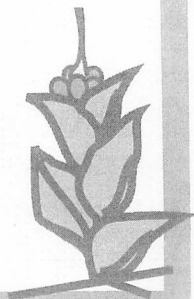


生活史と発生

倉谷 滋
長谷部 光泰



植物と動物の発生

この連載も次号の対談を残して最後となった。そこで第1回（2002年1月号）に話題になった植物と動物の発生の違いについて、少し違った観点から考えてみたい。

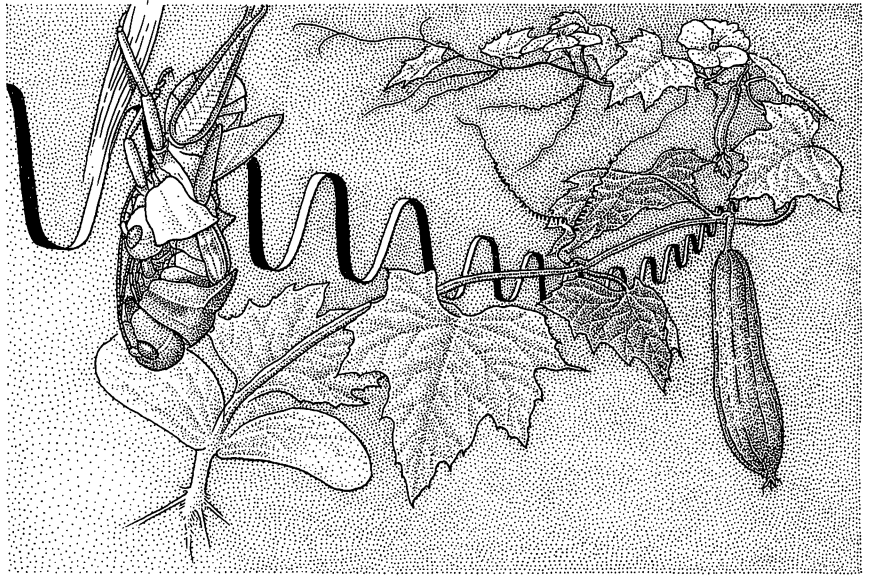
草原を歩いているといきなり飛び立つショウリョウバッタに驚かされる季節になった。バッタは、受精卵から不完全変態を経て成虫へと発生し、生をまっとうする。われわれ人間は変態しないが、受精卵から赤ん坊として生まれ、子どもを経て大人となり、やがて老人になる。大人の体に子どもころの面影はあるものの、決して子どもころの体そのものは残っていない。バッタの体もしかりである。昔の体の面影は脱皮して心置きなく捨て去ってしまう。

ところが植物は、受精卵から発生開始後、多くの組織や器官が保持され続けている。アサガオの双葉は花が咲くころになってもまだ、根元のもとと双葉があった位置に存在し続けている。そして新しく発生した葉が昨日できあがった葉の上に新たに付け

加わっていき、昨日までにできた古い葉と今日できた新しい葉が共存している。後生動物でこんな状況を思い浮かべるとちょっと気味が悪い。ムカデなんてとても植物的な体制に見えるのだが、もちろん、後ろの体節が最初にできて、つぎつぎに体節が付け加わってあんな体になるわけではない。最初からオオムカデは42本の足をもっているし、ゲジゲジは30本の足をもっている。春の野山をいろどるカタクリは、種子が発芽してから開花までに10年近くかかる。発芽後、毎年1枚の葉を春先に地上に出し、夏には葉は枯れてしまう。つぎの年には前の年より大きな葉を地上に出す。毎年大きくなっていく点は動物的であるけれども、決して去年の葉が大きくなっているわけではないのである。

この大きな違いを引き起こしている植物側の理由は、細胞壁と茎頂分裂組織である。細胞壁は、細胞の外側にあるセルロースを中心とした多糖類からなる層で、これが一度できてしまうと普通は二度と細胞は動けない。言い換えれば、一度できた組織はその組織が崩壊するまで維持されている。樹木の幹はほとんどの部分が数十年、いや数百年も前にできた今では死んでいる細胞によって占められている。茎頂分裂組織は、文字通り茎の先端にある細胞分裂の盛んな組織である。アサガオのつるやヒマワリの茎の先端部分などで、活発に葉や茎を作りだしている部分である。ここで個体が死ぬまで、時に数十年以上も組織や器官を作り続けている。そして、新しくできた部分は古い部分の上に積み重なっていくわけである。

茎頂分裂組織の形成能の高い種類もある。たとえば、コケ植物では茎葉を包丁でみじん切りにして置いておくと、ほとんどすべての破片に分裂組織が形成され、新しいコケが生えてくる。耳毛を抜いて一拭きでたくさん自分の分身を作る孫悟空のようなものである。セイロンベンケイソウのように、葉の縁にたくさんの茎頂分裂組織を作りだす種類もある。



カット：川島逸郎

このような動物と植物の基本的発生システムの違いが、植物の発生プロセスに大きな多様性を生じさせている。

可 塑 性

仮に、受精卵から個体が生をまっとうするまでを発生プロセスと考えるなら、植物の発生プロセスは動物に比べて大きな可塑性をもっている。可塑性というのは、発生途中でいくつかの異なった発生過程をとりうることをいう。同じ遺伝子型なのに、外界からの刺激によって異なった発生過程を経て、異なった形態ができあがることである。そして植物の場合、その可塑性の大部分は、茎頂分裂組織が長い時間をかけて組織や器官を新生し続けることに関係している。

日陰で芽生えたダイズはもやしとなり、光のある方向へと茎を伸ばし、光が充分当たるところにいくと緑の葉を展開し大豆（枝豆）となる。八百屋で「大豆もやし」と「茎葉付き枝豆」を見て、とても同じ種類とは思えないのではないだろうか。日陰と日向の植物を見比べると、似たようなことは普通に起こっている。海岸に生えている100年の樹齢のク

ロマツは、10 m 以上もある大木である。いっぽう盆栽のクロマツは、同じ種類なのに100年経っても50 cm ほどで生き続けている。同じ遺伝子型なのに異なった発生プロセスを経て異なった形になっているのである。

シロイヌナズナというアブラナの仲間の植物は、1日16時間光を当ててやると1カ月ほどで花をつける。けれども、8時間しか光を当ててやらないと、花をつけるのに3カ月近くかかる。しかも、植物体の姿は別種かと思うくらい変わってくる。もちろん、同じ遺伝子型なのに、である。動けない植物にとって、このような可塑性を身につけることは生き残るために必須であったはずである。死ぬまで続く発生プロセスにおいて、発生過程を変えずしてこの世に生き残ることはできなかったのである。しかし、どのような遺伝子ネットワークを用いてこのような可塑性を生みだしているのかは、まだブラックボックスである。シロイヌナズナの場合、花芽を形成するのにどんな遺伝子が必要かはほぼいぶんわかってきたので、早晚、どうやってそれらの遺伝子を環境に応じて臨機応変に、すなわち可塑的に制御しているのかの研究が進展してくることだろう。

雌雄転換も、広い意味で可塑性の範疇^{ちゆう}に入るだろう。魚類には、温度や群れの中の雌雄比によって雌雄転換するものが多々知られている。生殖器だけでなく、体の模様まで転換してしまうものもある。実は植物にはもっと過激なものがある。シダ植物の仲間は、前葉体に卵を作る造卵器と精子を作る造精器を形成する。すなわち、通常の培養下では一つの前葉体が卵と精子の両方を形成するので、雌雄同株である。秋に稲刈りが終わった後の田んぼに行くと、稲の切り株の間にミズワラビというシダが生えていることがある。このシダは、前葉体の発生途中に、アンセリディオージェンというフェロモンを体の外に分泌する。このフェロモンを浴びると、前葉体細胞は造精器へと分化してしまう。すなわち、最初に大きくなった前葉体は雌雄同株で卵を作るけれども、最初に育った前葉体がアンセリディオージェンを分泌するようになった後に育つ他の前葉体は、細胞のほとんどすべてが造精器という究極のセックスマシーンにされてしまうのである。そしてなんと恐ろしいことに、体中の細胞から精子が放出されることになる。体細胞まで生殖器官に変えられるほどの可塑性は、体細胞系列と生殖細胞系列が発生初期に分かれる動物にはみられない。

植物には、閉鎖花と開放花のように2種類以上の花をつけるものがある。開放花は通常の花で、すべての花器官（がく片・花弁・雄しべ・雌しべ）をもち、花弁で昆虫を誘因して他花受精を行う場合が多い。いっぽう、閉鎖花にはいろいろなタイプのものであるが、多くは花弁を退化させており、自花受精を行う場合が多い。コカイタネツケバナは、田んぼなどによく生えているタネツケバナに近縁な植物である。この植物はたくさんの花をつけるけれども、最初のほうの花は閉鎖花で、後につける花は開放花になる。コカイタネツケバナがどうして閉鎖花と開放花の両方をつけるのかはよくわかっていないが、同じ個体が発生段階で異なった形態の生殖器官をつ

ける良い例である。

世代交代

多くの動物は二倍体のみが多細胞の体をもち、一倍体となるのは精子と卵のときだけである。そして一倍体の精子と卵が受精すると、すぐに二倍体の発生プログラムが開始する。いっぽう、陸上にあるコケ植物・シダ植物・種子植物（裸子植物と被子植物を合わせたもの）は、どれも多細胞の一倍体を形成する。動物は、減数分裂によって直接精子と卵ができる。しかし、植物では減数分裂によって、まず孢子、あるいはそれにほぼ相同な花粉と胚嚢細胞^{はいのう}が形成される。そしてそこで一倍体の発生プログラムが動き始めるのである。つまり、植物には、一倍体と二倍体の二つの発生プログラムが存在しているようである。一倍体発生プログラムは減数分裂、二倍体発生プログラムは受精によって誘発される可能性が高いが、必ずしもこれらのプロセスは必要ではないようである。

先述のミズワラビでは、普段見かけるいわゆる「シダ（孢子体）」の形をして茎葉を形成する発生段階が二倍体で、前葉体が一倍体である。二倍体の葉を高糖濃度で培養すると、葉の表面から前葉体（一倍体）が生えてくる。この前葉体は二倍体であり、減数分裂を介していない可能性が高い。いっぽう、前葉体を同じく高糖濃度で培養すると、受精なしで卵が発生を始め、一倍体の「シダ」が育ってくる。すなわち、一倍体と二倍体は独自の発生プログラムをもっており、それぞれのプログラムが高糖濃度という刺激によって誘導された可能性が高い。

このように、減数分裂やそれに伴う受精が起こらなかつぎの発生プロセスが進行してしまう現象は、広義に「アポミクシス」と呼ばれている。動物では、アポミクシスの中の単為生殖が広く知られている。ミツバチはよく知られた例で、未受精の一倍体卵が雄に、受精した二倍体卵が雌に発生する。種子植物

の場合には、受精せずに種^{たね}がとれれば農業上収量向上につながるので、幾つかの農作物や野生種でアポミクシス関連遺伝子の探索が行われているが、まだ遺伝子は特定されていない。

後生動物の進化には世代の進化はほとんど関係してこなかったが、陸上植物の進化と世代の進化は密接な関係がある。陸上植物は、クロロフィル *a*, *b* をもつことなどから、同じクロロフィルをもつ緑藻類から進化してきたと考えられてきた。遺伝子の分子系統解析より、シャジクモ藻類が陸上植物の姉妹群（陸上植物に最も近い藻類）であることがはっきりしてきた。シャジクモ藻類の中には、シャジクモのように三次元的な体をもつものと、コレオケータのように二次元的な体をもつものなどが知られており、シャジクモ藻類は単系統なのか多系統なのか、多系統だとするとどのグループが陸上植物に最も近いのかということはわかっていない。はっきりしているのは、シャジクモ藻類は陸上植物と異なった生活史をもっているということである。シャジクモ藻類の多細胞体は一倍体である。すなわちコケ植物セン類の茎葉体（セン類の茎葉をつける構造）、タイ類の葉状体（タイ類）、あるいはシダの前葉体に当たるものだと考えられる。しかし、大きく異なることは、一倍体に造卵器と造精器をつけ受精をして受精卵を形成した後、最初の細胞分裂が減数分裂であるということである。つまり二倍体となるのは受精卵のときのみで、すぐに一倍体に戻ってしまうのである。

陸上植物の系統をみていくと、生活史に占める一倍体と二倍体の割合が徐々に進化していることに気づく。陸上植物で最も初期に分岐したコケ植物は、一倍体のほうが二倍体よりも大きく、二倍体は一倍体に寄生している。シダ植物ではこの関係が逆転し、一倍体よりも二倍体のほうが大きく、それぞれが独立生活をしている。さらに種子植物になると、一倍

体は非常に退化し、二倍体に寄生するようになる。とくに雄は、一つの花粉管細胞、二つの精細胞というたった三つの細胞からのみ構成されている。つまり、陸上植物の進化の過程で、一倍体の縮小化と二倍体の巨大化が相まって進化してきたということである。

いったいどうしてなのだろうか。どうしてというのは、適応的な意味があったのかということと、どのような発生プログラムを獲得することによって、もともと小さな単純な構造だった二倍体が巨大化することができたのか、ということである。適応的な意義としてしばしばいわれるのは、二倍体になっていたほうが一倍体でいるよりも地上の紫外線によるゲノムダメージを薄めることができるのではないかという仮説である。しかし、一倍体が優占するコケ植物は、高山や砂漠の岩場など強力な紫外線が当たる場所でも元気に生育している。また、植物では四倍体などの倍数体がしばしばみられる。染色体が倍化すれば、もともと一倍体と二倍体で世代交代していたものが、二倍体と四倍体で世代交代することになる。そうすれば、わざわざ染色体数の多い世代を優占させる必要がなくなるはずである。答えはまったくみえてこない。被子植物においては、シロイヌナズナを中心として一倍体世代の発生プロセスにかかわる遺伝子系の解明が始まりつつある。今後、コケ植物やシダ植物などでの分子発生学的研究が進むにつれ、一倍体と二倍体の発生ネットワークの類似性とその起源についてが明らかになることを期待したい。さらに、生活史・世代交代の進化を考えるうえで忘れてはならないのは“藻類”である。藻類の生活史の多様性は、陸上植物や後生動物をはるかに上回るものであり、今後のさらなる研究が期待される。

（はせべみつやす、

基礎生物学研究所 種分化機構第2研究部門）