

植物の生存戦略に学ぶ

作 田 正 明

生物界は、動物、植物、微生物に大別されることがあるが、この場合その名の通り動物は動く生き者、植物は植えられた生き物、微生物は小さな生き物である。植物は種子（または孢子等）が着生したその場所から動くことなく一生を終える。動物は外敵や悪環境から身を守るため、安全な場所を選び生活し、危険が迫ればそれを回避するために安全な場所へと移動する。これに対し、動くことにより危機を回避するという選択肢を持たない植物には、独特の生存戦略がみられる。本稿では、動くことができない植物が、サバイバルのために進化させたいくつかのシステムについて考えてみたい。

1 植物は生きる場所を選ぶ

昭和 26 年、大賀一郎博士により千葉県検見川で発掘されたハスの種子は、2000 年前のものと推定され、3 粒のうち一粒は発芽し、順調に生育して開花に至った。地中深くで眠り（休眠）にしていた種子は、順調に生育できる環境に置かれたときに休眠が打破され発芽したのである。また、種子が地表近くにある場合でも、光によって季節の変化を敏感に感知し、発芽後生育に最適なタイミングを見定めて休眠が打破される。¹⁾ 休眠が打破され発芽が始まると、種子に蓄えられた養分を使い、芽生えの胚軸が急激に伸長し、いわゆる“もやし”となって光が当たる地上に早く出ようとする。地上に頭を出した芽生えは、子葉を開き光合成を始める。ここで初めて独立栄養生物として生存が保証される。地上に出る前に養分を使い果たしてしまったら、もはや生存は不可能である。光によって休眠が打破される種子は、比較的小さなものが多い。わずかな貯蔵物資しか持たない小さな種子は、地中深くでは発芽せず、地表近くのわずかな光を感知して、短い時間で地表に出ることができることを確認したうえで発芽を開始する。動けない植物は、自らの置かれた環境を精査し、活動を開始するチャンスを伺う。

2 植物は環境（雰囲気）を敏感に察知する

花は植物にとっては生殖器官として位置づけられ、種の保存のために次世代を担う種子の形成に与かる。被子植物においては、雌蕊（めしべ）の柱頭に花粉が付着すると雌蕊の中を花粉管が伸長し、花粉管の中を 2 つの精細胞が子房の胚珠に向かって移動する（受粉）。精細胞の一つは卵細胞と、もう一方は中央細胞と融合し、それぞれ胚と胚乳となり、これらが発達して成熟種子を形成する。この生殖プロセスにおいて、後述の受粉を媒介する昆虫や鳥との相互作用といった生物学的要因や、種子の発達に影響を及ぼす温度等の環境要因は種子形成に大きく影響する。こういったことから、

植物において開花時期の決定は、生存戦略上極めて重要なイベントである。種の保存というミッションの達成のために、植物は周囲の環境を敏感かつ正確に察知し、花粉媒介者がいる時期に、受粉後種子が十分発達できる時期に開花する。

サクラを始めとする春咲きの植物の多くは、気温上昇を敏感察知し開花時期を決定する。越冬時の低温により花芽が形成され、その後の気温の積算により開花が決定されると考えられている。最近では、*FLC*(*FLOWERING LOCUS C*)、*FT*(*FLOWERING LOCUS T*) といった遺伝子による開花制御モデルが示されている。²⁾

その一方で光を感受し、日長により開花時期を決定する(光周性)植物も多い。日が短くなると開花するアサガオ、キク、イネといった短日植物や、日が長くなると開花するアブラナ、ホウレンソウ、コムギ等の長日植物が知られている。光周性では、フィトクロム(赤・遠赤色光受容体)、クリプトクロム、フォトトロピン(青色光受容体)といった光受容体により光シグナルが受容され、開花に関する遺伝子の発現誘導が引き起こされると考えられており、現在そのシグナルトランスダクションについて盛んに研究が進められている。³⁾ ヒトは、このような植物の光応答を利用し、キクの電照栽培(夜間光をあて長日条件に置き、開花を遅らせる)やシェード栽培(シェードで覆い短日条件に置き、開花を早める)に代表されるように、光制御により植物に季節を錯覚させ、長い間花の美しさを楽しむ方策を編み出している。植物は、周囲の環境(雰囲気)を敏感に察知し、生存戦略上重要なタイミングを決定している。

3. 植物は他者と協働して生きる

ツツジの花を見てみると、花の中心部から上部に向かい黒っぽい斑点がみられる。私たちヒトにとってはただの“黒っぽい”斑点なのだが、ミツバチやチョウには極めて魅力的な色に映るらしい。光学機器によりこの斑点の吸収スペクトルを分析すると、紫外部に独特の強い吸収がみられる。ヒトには見えない紫外部の色が見える昆虫は、この色に惹かれ花を訪れる。その斑点の下(中心部)には、蜜腺があり、昆虫は美味しい蜜が味わえる。よってこの斑点は蜜標(ネクターガイド)と呼ばれる。そして植物(虫媒花)においては、昆虫の訪花により受粉が成立し、次世代を担う種子が育まれる。昆虫の訪花要因としては、花色の他、香りも重要な要因であることが明らかにされており、こういった被子植物と昆虫の関係は、共進化の典型例として知られている。⁴⁾

植物は、昆虫のみならず鳥とも協働する。西インド諸島などの地域では、鳥が好む明るい赤い花や実が多い。鳥は訪花により受粉に寄与するのみならず、実を食べ、実に含まれる種子を広範囲にばらまく。これにより植物は、その生息域を大きく広げることができる。動けない植物は、他者と共働することにより、次世代の繁栄を育んでいる。

4. 植物はストレスに柔軟に対応する

深紅のバラの花弁の切片(縦断面)を観察すると、赤色色素(アントシアニン)が蓄積しているのは表皮組織のみで、中心部の柔組織では赤色色素の蓄積は見られず白

色である。私達にとって身近なリンゴの果実、サツマイモやラディッシュの根においても同様な現象が観察される。植物が生産する赤色のアントシアニンや、同じくフラボノイド化合物であるフラボン、フラボノールといった淡黄色色素は、表皮組織（もしくは表皮下の2層目のサブエピダーマル層）でのみ合成・蓄積される。こういった植物に特異的にみられるフラボノイド等のフェノール性化合物は、紫外線を吸収する性質を持つ。紫外線は、DNAの構成要素であるチミンの二量体形成を引き起こし変異を誘導する。表皮組織にフラボノイドが局在することにより、植物と外界のインターフェースで紫外線を吸収し、表皮下層への紫外線透過を阻害するこの現象は、有害な紫外線を防御という意味で理にかなった仕組みといえる。同種の植物でも紫外線の強い高山帯に生息するものは、低地に生息するものに比べ、フラボノイド蓄積量が多いことが知られている。また実験室レベルにおいても、植物培養細胞に紫外線を照射することによりフラボノイド合成系の遺伝子群の発現が一過的に上昇し、フラボノイドの合成・蓄積が誘導されることが報告されている。⁵⁾

近年ダイズイソフラボンの効能が話題となっているが、これはイソフラボンが女性ホルモンのエストロゲンと類似の構造を持つことに由来する。しかしながら、植物にとってイソフラボンは、これとは全く違う意味合いを持つ。イソフラボンはマメ科にみられるフラボノイドの一種で、感染によりその合成が誘導される。⁶⁾ イソフラボンは、植物病原菌である糸状菌類の菌糸の伸長を阻害することにより抗菌性を示す。感染によるイソフラボンの合成誘導は、これと同時に誘導される感染特異的タンパク質PRプロテイン (pathogenesis-related protein) と共に、まさに植物の免疫と言えるものである。実際に1990年代からは、この現象に対し plant immunity という表現が使われ始めている。

スイカやナスの表面に傷が付くと褐色に変色する。これは植物の瘡蓋 (かさぶた) とも言えるもので、ポリフェノール主としてリグニンが傷口に蓄積し、水分の蒸散や病原菌の侵入を防ぐ役割を担う。リグニンは木化成分として維管束の道管の構成成分として知られ、木材の茶色として私たちの目に映る物質である。リグニンはタンパクを構成するアミノ酸の一種であるフェニルアラニンより合成される。傷害を受けた部位では、フェニルアラニンからリグニンに至る合成系に関与する遺伝子群が誘導されると共に、基質 (材料) であるフェニルアラニンの供給のために、芳香族アミノ酸合成系であるシキミ酸経路の鍵酵素 DAHP (3-deoxy-D-arabino-heptulosonate 7-phosphate) シンターゼが誘導される。⁷⁾

このように動けない植物には、動物とは似て非なる独特のストレス応答機構が存在する。上記の紫外線、感染、傷害に対する防御機構は、一見様々に見えるが、そこには共通性が存在する。紫外線や感染により誘導されるフラボノイドやリグニンはいずれもフェニルアラニンを基質として、フェニルアラニンアンモニアリアーゼ (PAL: phenylalanine ammonia-lyase) による触媒反応を経て合成される (図1)。

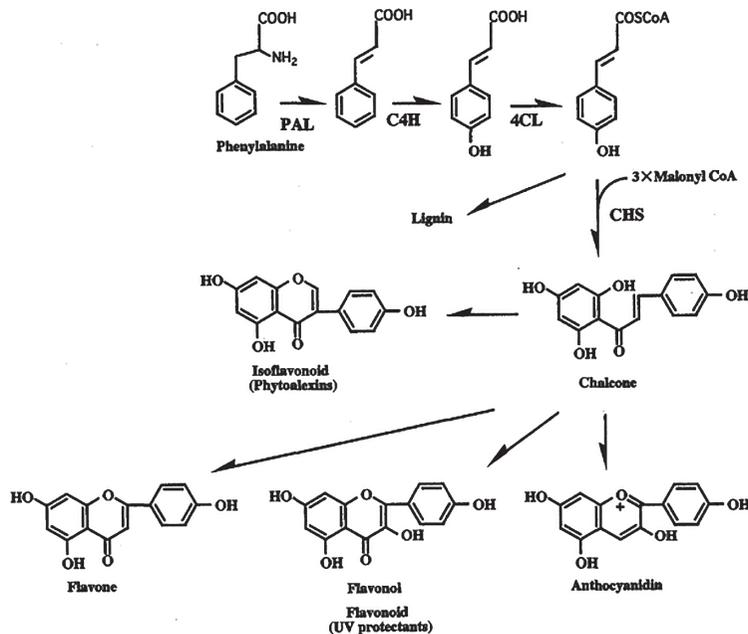


図1 リグニンおよびフラボノイドの合成¹¹⁾

フェニルアラニンとは植物において通常タンパク質合成の基質として合成、利用されているが、紫外線や傷害、感染といったストレスが負荷されると、合成の鍵酵素である DAHP シンターゼが急激に誘導される。DAHP シンターゼには金属依存性が異なる DS-Co、DS-Mn の2つのアイソザイム（イソ酵素）が存在し、このうち DS-Mn がストレスにより誘導される。⁸⁾ これに対し、DS-Co はストレスには反応せず、恒常的に発現していることから、タンパク質合成へのフェニルアラニンの供給を担っていると考えられている。

PAL も通常は花色のアントシアニンや木部道管の構成要素であるリグニン合成に寄与しているが、ストレスが負荷されると、DAHP シンターゼと呼応するように急激に誘導される。⁹⁾ ゲノム上には、複数の PAL 遺伝子（パラログ）が存在し、植物の成長段階や分化に伴い合成されるアントシアニン等の合成に寄与する遺伝子と、ストレス負荷等の緊急時に発現する遺伝子とは別物であることが明らかにされている。¹⁰⁾

紫外線により誘導されるアントシアニンやフラボン、フラボノール、感染によって誘導されるイソフラボンは、いずれもフラボノイドであり、その基本骨格は PAL およびカルコンシンターゼ（CHS: chalcone synthase）により合成される（図1）。CHS もゲノム上に複数のパラログが存在し、ダイズでは8つ、インゲンマメでは6つのパラログの存在が確認されており、これらパラログはそれぞれ発現様式が異なることが知られている。¹¹⁾

このように複数のパラログで構成される多重遺伝子族は植物の大きな特徴である。動物は、移動することによって危機を回避することができる。しかし、動けない植物は、

雨が降ろうが、槍が降ろうがその場に居るしかない。紫外線、傷害、感染が同時に襲ってきて、二重苦、三重苦に喘ぐ状況に置かれる可能性も十分にある。植物は多重遺伝子族の機能分化（役割分担）というシステムの構築により、危機管理を行う術を獲得してきたのかもしれない。

5. 植物は専守防衛を基本とする

季節の変化は、前述のようにフィトクロム、クリプトクロム、フォトトロピンといった植物に独特の光受容体によって感受され、これらの光受容体からのシグナルが光応答遺伝子群の発現を誘導する。では、傷害や感染はどのようにして防御遺伝子の発現を引き起こすのだろうか。

細胞にはリン脂質等で構成される膜系が存在する。植物体に傷がつくと、傷口の細胞では細胞を構成する膜系が破壊され、膜の内側にあった疎水性部分（脂肪酸）が露わとなる。この疎水性部分にフォスホリパーゼがアタックし脂肪酸の一種であるリノレイン酸が切り出される。リノレイン酸はリポキシゲナーゼによりジャスモン酸に変換され、その誘導体であるメチルジャスモン酸とともに傷害のシグナルとして傷害応答遺伝子群の発現を誘導する。

感染は病原菌が植物の細胞内に侵入することにより開始される。植物細胞およびその病原菌である糸状菌類の細胞は、多糖類によって構成される細胞壁によって覆われている。糸状菌は細胞壁を破壊し植物の細胞質に侵入し、糸状菌の侵入を受けた植物細胞は β -1,3-エンドグルカナーゼやキチナーゼにより菌糸の細胞壁を破壊する。この細胞壁の破壊によって生じた細胞壁の破片（オリゴ糖）が、PRプロテインや抗菌性物質であるフィトアレキシンの合成に関わる感染応答遺伝子群の発現を誘導する。細胞壁の破片は、エリシターと呼ばれ、これを植物細胞に投与すると、病原菌が感染せずとも、感染応答遺伝子群の誘導が起こる。

植物は、動物には見られない数多くのフェノール性化合物を合成する。この中には毒性の高いものも少なくないが、これらは配糖化（糖の結合）により無毒化され、液胞に蓄えられる。菌糸の侵入により細胞構造が破壊されると、液胞内のこれらの物質と液胞の外（細胞質基質）に存在するグリコシダーゼとが出合い、糖がはずれ毒性が現れる。植物細胞への侵入により地雷を踏んだ病原菌は、PRプロテイン、フィトアレキシンの、毒物からの一斉攻撃に曝される。植物は、極めて巧妙な専守防衛システムにより生存戦略を展開している。

多様化する現代社会において、多様な考え、価値観を受け入れ、協働のもとに新たな共生社会を構築すること、そして多様性を受け入れつつも自らのアイデンティティを確立することが求められている。そんな今、植物の生存戦略は我々に何らかのサジェスションを与えてくれているような気がする。

引用・参考文献

- ¹⁾ 駒嶺 穆、嶋田 拓、掘津圭佑 編著 (1985) 生物学の世界 朝倉書店
- ²⁾ Satake A., Kawagoe T., Saburi Y., Chiba Y., Sakurai G. & Kudoh H. (2013) Forecasting flowering phenology under climate warming by modelling regulatory dynamics of flowering-time genes. *Nature Communications* **4**:2303.
- ³⁾ ハンス・モーア ペーター・ショップアー 著 網野真一、駒嶺 穆 監訳 (1998) 植物生理学 シュプリンガー・フェアラーク東京
- ⁴⁾ 多田内 修 (1992) 花蜂と顕花植物の共進化 化学と生物 **30**:300-304.
- ⁵⁾ Kreuzaler F., Ragg H., Fautz E., Kuhn DN. & Hahlbrock K. (1983) UV-induction of chalcone synthase mRNA in cell suspension cultures of *Petroselinum hortense*. *Proc Natl Acad Sci USA* **80**:2591-3.
- ⁶⁾ 芦原 坦、作田正明 共編 (2004) 植物分子細胞生物学 オーム社
- ⁷⁾ Suzuki, N., Sakuta, M., Shimizu, S. and Komamine, A. (1995) Changes in the activity of 3-deoxy-D-arabino-heptulosonate 7-phosphate (DAHP) synthase in suspension cultured cells of *Vitis*. *Physiol. Plant.* **94**:591-596.
- ⁸⁾ Henstrand JM., McCue KF., Brink K., Handa AK., Herrmann KM. & Conn EE. (1992) Light and Fungal Elicitor Induce 3-Deoxy-d-arabino-Heptulosonate 7-Phosphate Synthase mRNA in Suspension Cultured Cells of Parsley. (*Petroselinum crispum* L.). *Plant Physiol.* **98**:761-3.
- ⁹⁾ Liang XW., Dron M., Cramer CL., Dixon RA. & Lamb CJ. (1989) Differential regulation of phenylalanine ammonia-lyase genes during plant development and by environmental cues. *J Biol Chem.* **264**:14486-92.
- ¹⁰⁾ Ozeki, Y., Matsui, K., Sakuta, M., Matsuoka, M., Ohashi, Y., Kano-Murakami, Y., Yamamoto, N. and Tanaka, Y. (1990) Differential regulation of phenylalanine ammonia-lyase genes during anthocyanin synthesis and by transfer effect in carrot cell suspension cultures. *Physiol. Plant.* **80**: 379-387.
- ¹¹⁾ Sakuta, M. (2000) Transcriptional control of chalcone synthase by environmental stimuli. *J. Plant. Res.* **113**:327-333.